

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский
институт масличных культур имени В.С. Пустовойта»

На правах рукописи

Чебанова Юлия Владимировна

**СЕЛЕКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ МУТАЦИЙ,
ВЛИЯЮЩИХ НА ЖИРНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ,
В СОЗДАНИИ ЛИНИЙ И ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА
С ВЫСОКОНАСЫЩЕННЫМ ТИПОМ МАСЛА**

4.1.2. Селекция, семеноводство и биотехнология растений

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук,
профессор
Демурин Яков Николаевич

Краснодар – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	6
ВВЕДЕНИЕ	10
1 ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА ВЫСОКОЕ СОДЕРЖАНИЕ НАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ (обзор литературы)	19
1.1 Подсолнечник как объект исследований	19
1.1.1 Ботаническое описание	19
1.1.2 Происхождение и доместикация	22
1.1.3 Генетические ресурсы подсолнечника	23
1.2 Основные направления селекции подсолнечника	26
1.2.1 Селекция сортов подсолнечника	26
1.2.2 Селекция гибридов подсолнечника	28
1.3 Биохимия жирных кислот	38
1.3.1 Биохимическая характеристика жирных кислот растительных масел ...	38
1.3.2 Синтез жирных кислот	40
1.3.3 Изменение жирнокислотного состава в период формирования семян ...	42
1.3.4 Биохимическая характеристика мутаций жирнокислотного состава подсолнечника	45
1.3.5 Градиент содержания жирных кислот в семени подсолнечника	46
1.4 Генетика и селекция подсолнечника на качество масла	48
1.4.1 Генетический контроль содержания насыщенных жирных кислот в масле семян подсолнечника	48
1.4.2 Генетический контроль содержания ненасыщенных жирных кислот в масле семян	53
1.4.3 Молекулярно-генетические исследования состава жирных кислот в масле семян	57
1.4.4 Фенотипическая изменчивость состава жирных кислот в масле семян подсолнечника	60
1.5 Твердые тропические растительные масла	68

1.6 Характеристика высокостеаринового среднеолеинового гибрида подсолнечника Нутрисан.....	77
2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	80
2.1 Погодно-климатические особенности проведения опытов	80
2.2 Материал исследования.....	88
2.3 Методы исследования	89
3 СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА С ВЫСОКИМ СОДЕРЖАНИЕМ НАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ	101
3.1 Линии-доноры высокого содержания стеариновой кислоты.....	101
3.2 Характеристика селекционно ценных признаков у линий-доноров высокого содержания стеариновой кислоты	107
3.3 Линии-доноры высокого содержания насыщенных жирных кислот.....	112
3.4 Фенотипическая изменчивость содержания основных жирных кислот в масле семян линий-доноров подсолнечника	118
3.5 Биохимическая коллекция линий подсолнечника ВНИИМК	125
3.5.1 Изменчивость содержания жирных кислот в масле семян линий биохимической коллекции.....	126
3.5.2 Классификация биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК на фенотипы по содержанию основных жирных кислот	133
3.6 Осевой градиент содержания жирных кислот в разных частях семени подсолнечника	140
4 ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ МУТАЦИЙ СОСТАВА ЖИРНЫХ КИСЛОТ МАСЛА СЕМЯН ПОДСОЛНЕЧНИКА	144
4.1 Наследование высокостеариновости на линолевом фоне.....	144
4.2 Наследования высокостеариновости на олеиновом фоне.....	146
4.3 Рекомбинация мутаций высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости	149
5 СЕЛЕКЦИЯ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ И УСТОЙЧИВЫХ К ЗАРАЗИХЕ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА С ВЫСОКИМ СОДЕРЖАНИЕМ СТЕАРИНОВОЙ КИСЛОТЫ	168

5.1 Создание высокостеариновых среднеолеиновых материнских линий подсолнечника	168
5.1.1 Характеристика селекционно ценных признаков высокостеариновых среднеолеиновых материнских линий подсолнечника.....	179
5.2 Создание высокостеариновых среднеолеиновых отцовских линий подсолнечника	180
5.2.1 Характеристика селекционно ценных признаков высокостеариновых среднеолеиновых отцовских линий подсолнечника.....	186
5.3 Создание и испытание высокостеариновых среднеолеиновых гибридов подсолнечника	187
5.4 Селекция на иммунитет.....	194
5.5 Характеристика высокостеаринового среднеолеинового гибрида подсолнечника Стеарин	199
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	205
РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ И ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ ПРАКТИКИ.....	209
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	211
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	262
Приложение А – Описание селекционных материнских линий подсолнечника по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений	262
Приложение Б – Описание селекционных отцовских линий подсолнечника по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений	267
Приложение В – Родословные отбора при создании линий-доноров высокостеариновости.....	272
Приложение Г – Жирнокислотный состав отдельных семян линий-доноров высокостеариновости.....	273

Приложение Д – Фотографии морфологических признаков линий-доноров высокого содержания стеариновой кислоты и селекционных высокостеариновых линий подсолнечника	274
Приложение Е – Результаты сортоиспытания гибридных комбинаций с участием линий-доноров в качестве отцовского компонента.....	288
Приложение Ж – Схема отбора линий-доноров высокого содержания насыщенных жирных кислот подсолнечника.....	289
Приложение З – Жирнокислотный состав масла семян линий биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК.....	292
Приложение И – Патенты и свидетельство о регистрации базы данных.....	294

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

$\bar{x}$ – среднее значение

ANOVA – Analysis of Variance, дисперсионный анализ – статистический метод для выявления влияния различных факторов на исследуемую переменную

BC_n – беккроссное потомство, полученное в результате возвратного скрещивания

CV – коэффициент вариации

CLHA-Plus – обозначение гена устойчивости к гербицидам класса имидазолинонов для технологии Clearfield Plus

FAD2 – $\Delta 12$ -десатураза – ключевой фермент биосинтеза полиненасыщенных жирных кислот

F_n – гибрид n-го поколения

HO – высокоолеиновый

HP – высокопальмитиновый

HS – высокостеариновый

IO – повышеноолеиновый

Imr – обозначение гена устойчивости к гербицидам класса имидазолинонов

I_n – инцухт (инбридинг, самоопыление) n-го поколения

KAS II – β -кето-ацил-АПБ синтетаза – фермент, который катализирует реакцию удлинения углеродной цепи растущей жирной кислоты на 2 атома углерода за цикл

LL – низколинолевый

LO – низкоолеиновый

LP – низкопальмитиновый

LS – низкостеариновый

max – максимальное значение

min – минимальное значение

MO – среднеолеиновый

MP – среднепальмитиновый

MS – среднестеариновый

m_x – ошибка среднего

Or_7 – обозначение гена устойчивости к расе G заразики

R – интервал варьирования ($max - min$)

Rf – ген восстановления фертильности пыльцы

Σ – сумма

SAD – Δ^9 -десатураза, стеароил-АПБ-десатураза – фермент, превращающий стеариновую кислоту (C18:0) в олеиновую (C18:1)

st – стандарт

s_x – стандартное отклонение среднего

s_x^2 – дисперсия среднего

Δ – разность между сравниваемыми значениями

ω -3 – омега-3 жирные кислоты

ω -6 – омега-6 жирные кислоты

ω -9 – омега-9 жирные кислоты

АПБ – ацил-переносающий белок

Ацил-АПБ-тиоэстераза – фермент, отщепляющий жирные кислоты от ацил-переносающего белка (АПБ)

БК ВНИИМК – биохимическая коллекция ВНИИМК

БУ – биологическая урожайность

ВП – период вегетации растений подсолнечника (апрель-сентябрь)

га – единица измерения площади равная 10000 м²

ГП – гидропоника (№ в скобках указывает порядковый номер цикла гидропоники)

ГТК – гидротермический коэффициент

д. в. – действующее вещество

ЖК – жирная кислота

ЖКС – жирнокислотный состав

КСИ – конкурсное сортоиспытание

МНЖК – моновенасыщенная жирная кислота

НЖК – насыщенная жирная кислота

НСР₀₅ – наименьшая существенная разница при 5 % уровне значимости

ПНЖК – полиненасыщенная жирная кислота

Полимутант – организм, у которого удалены из генома несколько генов, влияющих на один признак или обуславливающих несколько этапов биосинтетического пути (Roth et al., 2023); организм, у которого одновременно изменено (удалено или мутировано) сразу несколько генов (Polymutant tau ..., 2014; Wei et al., 2015).

ПСИ – предварительное сортоиспытание

ПЦР – полимеразная цепная реакция

C16:0 – пальмитиновая жирная кислота (гексадекановая кислота) – насыщенная жирная кислота с 16 атомами углерода в цепи

C16:1 – пальмитолеиновая жирная кислота – мононенасыщенная жирная кислота с 16 атомами углерода и одной двойной связью в положении $\Delta 9$ (ω -7)

C18:0 – стеариновая жирная кислота (октадекановая кислота) – насыщенная жирная кислота с 18 атомами углерода в цепи

C18:1 – олеиновая жирная кислота (цис-9-октадеценовая кислота) – мононенасыщенная жирная кислота с 18 атомами углерода и одной двойной связью в положении $\Delta 9$ (ω -9)

C18:2 – линолевая жирная кислота (цис,цис-9,12-октадекадиеновая кислота) – полиненасыщенная жирная кислота с 18 атомами углерода и двумя двойными связями в положении $\Delta 9$ и $\Delta 12$ (ω -6)

C18:3 – линоленовая жирная кислота (цис,цис,цис-9,12,15-октадекатриеновая кислота) – полиненасыщенная жирная кислота с 18 атомами углерода и тремя двойными связями в положении $\Delta 9$, $\Delta 12$ и $\Delta 15$ (ω -3)

C20:0 – арахидовая жирная кислота (эйкозановая кислота) – насыщенная жирная кислота с 20 атомами углерода в цепи

C20:1 – эйкозеновая жирная кислота (цис-9-эйкозеновая кислота) – мононенасыщенная жирная кислота с 20 атомами углерода и одной двойной связью в положении $\Delta 9$ (ω -9)

C22:0 – бегеновая жирная кислота (докозановая кислота) – насыщенная жирная кислота с 22 атомами углерода в цепи

C24:0 – лигноцериновая жирная кислота (тетракозановая кислота) – насыщенная жирная кислота с 24 атомами углерода в цепи

т/га – тонн на гектар, единица измерения урожайности

тыс. раст./га – тысяч растений на 1 гектар

ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК – Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта»

Физплощадка ВНИИМК – опытный участок выращивания масличных культур, расположенный на территории ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК в г. Краснодар

2-е отделение ВНИИМК – опытные поля ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК расположенные на землях х. Октябрьский (г. Краснодар)

ЦМС – цитоплазматическая мужская стерильность

ЦЭБ ВНИИМК – центральная экспериментальная база ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар

ЭСИ – экологическое сортоиспытание

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность и степень разработанности темы исследования.

Подсолнечник – главная масличная культура в России, и масштабы его возделывания наглядно подтверждают этот статус. В 2025 году выпуск подсолнечного масла в России достиг 6,7 млн тонн. При этом уровень самообеспеченности страны подсолнечным маслом составлял около 250 %. Однако даже при такой высокой самообеспеченности в ряде сегментов пищевой промышленности сохраняется потребность в твёрдых растительных жирах, которые являются неотъемлемым компонентом при производстве кондитерских и хлебобулочных изделий, спредов, майонезов, а также полуфабрикатов и готовой продукции. Кроме того, твёрдые растительные масла востребованы и в смежных отраслях, например в фармацевтике и производстве косметики. Подсолнечник, при всей своей значимости, не закрывает эту потребность. Традиционное подсолнечное масло содержит около 10–15 % насыщенных и 85–90 % ненасыщенных жирных кислот, поэтому оно остаётся жидким при комнатной температуре. В промышленности традиционно используют другие источники твёрдых жиров – в первую очередь пальмовое масло, а также пальмоядровое, кокосовое, масло какао, ши и др. Общим для всех этих твёрдых жиров и масел является то, что их получают из плодов и семян растений тропических регионов. Производство данных масел связано с серьёзными экологическими проблемами, такими как вырубка тропических лесов под плантации масличной пальмы, утрата биоразнообразия в регионах производства, высокие транспортные издержки при импорте тропических масел.

Поиск новых источников растительных масел, пригодных для производства твёрдых жиров с высокой окислительной стабильностью, является одной из самых актуальных задач в области питания, экологии и устойчивого развития сельского хозяйства в современных условиях.

Выращивание культур с высоким содержанием насыщенных жирных кислот, адаптированных к умеренному климату Российской Федерации,

позволит снизить углеродный след за счёт сокращения логистики, диверсифицировать сельскохозяйственное производство, повысить устойчивость продовольственной системы к климатическим изменениям, а также будет способствовать более активному импортозамещению и обеспечению продовольственной безопасности Российской Федерации. Введение в производство новых высокостеариновых гибридов подсолнечника не потребует дополнительных затрат сельхозтоваропроизводителей и станет натуральной и здоровой альтернативой ввозимым пальмовому и кокосовому маслам, а также более выгодной заменой какао-масла.

В настоящее время имеется теоретическая база для создания гибридов подсолнечника с высоким содержанием стеариновой кислоты. У подсолнечника были индуцированы мутации высокого содержания пальмитиновой и стеариновой кислот (Ivanov et al., 1988; Mancha et al., 1994; Osorio et al., 1995). В начале 2000-х гг. с помощью мутагенеза (азид натрия) был получен мутант подсолнечника CAS-14 с очень высоким содержанием стеариновой кислоты более 35 % при обычном содержании около 5 % (Fernández-Moya et al., 2002). Были выведены линии CAS-19 и CAS-20 со средним содержанием этой кислоты, а также линии CAS-29, CAS-30, CAS-15 и CAS-33 с высоким содержанием стеариновой кислоты на линолевом и олеиновом фонах (Pérez-Vich et al., 2006; Pérez-Vich et al., 2004a; Fernández-Moya et al., 2005). Несмотря на создание широкого набора линий с высоким содержанием стеариновой кислоты, до настоящего времени компанией Advanta был выведен только один высокостеариновый гибрид подсолнечника Nutrisun с уровнем C18:0 около 16 % (Anushree et al., 2017), однако в промышленном производстве данный гибрид не возделывается из-за низких показателей продуктивности. Исследования в области технологических свойств масла с высоким содержанием стеариновой и олеиновой кислот (HSHO) показывают, что различные фракции данного масла могут быть качественными заменителями какао-масла, а также широко применяться как

кондитерские и кулинарные жиры (Salas et al., 2011; Bootello et al., 2011; Garcés et al., 2012; Bootello et al., 2012).

Несмотря на наличие обширных данных о признаках высокостеариновости, высокоолеиновости и высокопальмитиновости, на данный момент остается открытым вопрос определения биологического потенциала изменения жирнокислотного состава масла подсолнечника с оценкой предела накопления насыщенных жирных кислот в семенах при сохранении приемлемого уровня продуктивности растений.

Цель исследования: теоретически обосновать и экспериментально оценить биологические пределы и возможности селекционного использования наследственного изменения содержания насыщенных жирных кислот в масле семян подсолнечника.

Задачи исследования:

- изучить изменчивость содержания жирных кислот в масле семян линий подсолнечника биохимической коллекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК;
- разработать классификацию линий подсолнечника биохимической коллекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК по содержанию насыщенных пальмитиновой и стеариновой кислот, актуализировать существующую классификацию содержания олеиновой кислоты с учетом новых созданных линий;
- создать линии-доноры с измененным составом насыщенных жирных кислот;
- провести гибридологический анализ признака высокостеариновости на линолевом и олеиновом генетических фонах;
- на основе ступенчатых скрещиваний линий, обладающих разными мутациями жирных кислот, определить возможность рекомбинации мутаций высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости, определить характер наследования изучаемых признаков;
- выделить в расщепляющейся популяции гипотетический полимутантный генотип с фенотипическим проявлением всех признаков

жирнокислотного состава и закрепить данную рекомбинацию в гомозиготном инбредном потомстве;

- создать новые селекционные материнские и отцовские линии с высоким содержанием стеариновой, средним содержанием олеиновой и низким содержанием линолевой кислот, а также обладающие заразиоустойчивостью и гербицидоустойчивостью;

- испытать полученные высокостеариновые экспериментальные гибриды с оценкой основных хозяйственно-ценных признаков, включая устойчивость к патогенам и окислительную стабильность масла.

Научная новизна. Впервые в России созданы восемь линий-доноров с высоким содержанием стеариновой кислоты и пять линий-доноров с высоким содержанием суммы насыщенных жирных кислот, при этом две линии являются первыми в мире с равным содержанием пальмитиновой и стеариновой кислот в масле. Разработана детализированная классификация генотипов подсолнечника по содержанию пальмитиновой и стеариновой кислот и зарегистрирована база данных жирнокислотного состава масла семян на примере линий биохимической коллекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК.

Впервые в мире установлен факт осевого градиента содержания основных жирных кислот в семенах как высокостеариновой среднеолеиновой линии, так и высокопальмитиновой высокостеариновой низкоолеиновой линии. Выявлено модификационное увеличение содержания стеариновой и уменьшение содержания олеиновой кислоты в масле семян высокостеариновых линий-доноров при выращивании в гидропонных условиях.

Впервые в мире показан рецессивный тип наследования признака высокоолеиновости масла в поколениях F_1 и F_2 при наличии мутаций высокопальмитиновости и высокостеариновости.

В рамках разработки концепции биохимической генетики липидов о накоплении прекурсоров при генетических блоках в последовательных этапах биосинтеза жирных кислот впервые в мире экспериментально получена

пентагенная полимутантная линия ЛГ50, обладающая фенотипическим проявлением всех известных мутантных аллелей состава жирных кислот (*p1*, *p2*, *es1*, *es2* и *Ol*).

Впервые в России созданы селекционные высокостеариновые среднеолеиновые материнские и отцовские линии подсолнечника с устойчивостью к расе G зарази и устойчивостью к имидазолиновым гербицидам. Создан и включён в реестр охраняемых селекционных достижений продуктивный заразиоустойчивый гибрид подсолнечника Стеарин с высокостеариновым среднеолеиновым низколинолевым типом масла, обладающим повышенной температурой затвердевания и окислительной стабильностью.

Теоретическая и практическая значимость. Получены эмпирические доказательства положения биохимической генетики о мутационных блоках в последовательных этапах биосинтеза жирных кислот с накоплением вещества-предшественника, а также верифицирована гипотеза о возможности получения полимутанта с фенотипической экспрессивностью наследственных изменений в семенах. Созданный гибрид Стеарин дает масло с высокой окислительной стабильностью и полутвердой консистенцией, что открывает новые направления использования подобного масла подсолнечника в пищевой промышленности.

Методология и методы исследований. Теоретическая часть работы базируется на анализе научных публикаций отечественных и зарубежных ученых по данной тематике. Экспериментальные опыты проводили в полевых условиях, камере гидропоники и камерах фитотронно-тепличного комплекса ВНИИМК в 2018–2026 гг. Закладку опытов и полевые учеты выполняли согласно основам полевого опыта в изложении Б.А. Доспехова (1985), фенологические наблюдения и описание морфологических признаков растений по методике Государственного сортоиспытания (1989). Гибридологический анализ подсолнечника, включая гибридизацию и самоопыление растений, проводили по методике, принятой во ФГБНУ ФНЦ

ВНИИМК. Лабораторные исследования осуществляли согласно ГОСТам и методикам, разработанным во ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Жирнокислотный анализ выполняли с использованием газожидкостной хроматографии и ИК-спектрометрии в лаборатории биохимии ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Статистическую обработку результатов исследований проводили с использованием методов вариационного, дисперсионного и корреляционного анализов.

Положения, выносимые на защиту:

Генетическая коллекция инбредных линий подсолнечника, константных по содержанию стеариновой кислоты в масле семян, включающая линии-доноры, селекционные материнские и отцовские линии.

Возможность рекомбинационного объединения в одном генотипе фенотипически проявляемых мутантных аллелей пяти генов (*p1*, *p2*, *es1*, *es2* и *Ol*), контролирующих жирнокислотный состав масла подсолнечника.

Гибрид Стеарин с измененным качеством масла и высокими значениями селекционно ценных признаков.

Эффективность использования мутации высокостеариновости в селекции подсолнечника на изменение физико-химических параметров масла.

Степень достоверности результатов. Объективность и достоверность полученных результатов обеспечены проведением исследований с использованием классических и современных методов генетических исследований, высокоточного аналитического оборудования, достаточным объёмом выборки и применением повторностей в соответствии с требованиями биометрии. Достоверность подтверждается воспроизводимостью результатов в ходе экспериментов и их статистической обработкой.

Апробация результатов. Результаты исследования представлены на международных и всероссийских конференциях, саммитах и симпозиумах, в том числе: серия конференций «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки сельскохозяйственных культур» (г.

Краснодар, 2019, 2021, 2023, 2025 гг.), всероссийская научно-практическая конференция Кубанского отделения ВОГиС «Генетический потенциал сельскохозяйственных растений и его реализация в селекции, семеноводстве и размножении» (г. Краснодар, 2024 г.), всероссийская научно-практическая конференция «Генетический потенциал сельскохозяйственных растений и его реализация в селекции, семеноводстве и размножении» (г. Краснодар, 2024 г.), международная научно-практическая конференция «Инновационное развитие агропромышленного комплекса: новые подходы и актуальные исследования» (г. Краснодар, 2024 г.), международная научно-практическая конференция «Устойчивое развитие сельского хозяйства в условиях меняющегося климата» (г. Краснодар, 2023 г.), 5-й международный симпозиум по заразахе на подсолнечнике (Турция, 2023 г.), международная конференция и школа молодых ученых по эколого-генетическим основам растениеводства «Эколого-генетические основы селекции и возделывания сельскохозяйственных культур (СІВТА2022)» (г. Краснодар, 2022 г.), международный саммит молодых ученых FoodTech (г. Сочи, 2022 г.), международная научно-практическая конференция «Селекция, семеноводство, технология возделывания и переработка сельскохозяйственных культур» (г. Краснодар, 2021 г.), международная научная конференция «Современное состояние, проблемы и перспективы развития аграрной науки» (г. Ялта, 2019 г., г. Симферополь, 2020 г.).

Публикации. Материалы исследования представлены в 55 публикациях, из которых 17 входят в список рецензируемых изданий ВАК, 6 – в базу данных Scopus. Соискатель является соавтором 17 запатентованных линий и гибридов подсолнечника, включенных в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию: гибриды – Стеарин, Сурус ОР, Протектор, Лаврус, Клип ВО, Арсенал ОР и Тайзар; линии – ВК1-клп, ВК1-сур, ВК305, ВК301-ор, ВА760-з/у, ВК101-вс, ВК21-клп-во, ВК305-вс, ВК551-зу-лмру и ВК678-зу. Проведена регистрация базы данных жирнокислотного состава масла в семенах линий подсолнечника в Роспатенте (Свидетельство о государственной регистрации базы данных №2025624145).

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом исследований, проведённых в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК в период с 2018 по 2026 гг. Личный вклад автора заключается в следующем: разработка плана исследований, постановка цели и задач работы; организация и проведение научных экспериментов и опытов, включая полевые и лабораторные исследования; обработка, статистический анализ, интерпретация и теоретическое обобщение полученных данных; выявление закономерностей и формулировка выводов на основе экспериментальных результатов; подготовка и публикация научных статей, тезисов докладов, представление результатов на конференциях; участие в апробации и внедрении полученных результатов в селекционный процесс ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. Все основные теоретические и экспериментальные исследования (полевые и лабораторные) выполнены лично автором либо при его непосредственном участии совместно с коллегами отдела биологических исследований и лаборатории генетики ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК. При совместных работах автор принимал ключевое участие на всех этапах: от планирования эксперимента до интерпретации результатов и подготовки публикаций.

Благодарности. Автор искренне благодарит научного консультанта – доктора биологических наук, профессора Якова Николаевича Демурина за всестороннюю и неоценимую помощь, наставничество, внимание и поддержку, оказываемые на всех этапах выполнения диссертационной работы. Выражает признательность заведующему лабораторией биохимии кандидату биологических наук С.Г. Ефименко за методическую и техническую помощь в проведении биохимических анализов, заведующей лабораторией иммунитета доктору биологических наук Т.С. Антоновой и сотрудникам данного подразделения за помощь в фитопатологической оценке материала, заведующей лабораторией молекулярно-генетических исследований кандидату биологических наук С.З. Гучетль и сотрудникам данной лаборатории за помощь в проведении молекулярных исследований.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа изложена на 312 страницах компьютерного текста. Состоит из введения, пяти глав, заключения, рекомендаций для селекционной практики, списка литературы, приложений. Диссертация содержит 63 таблицы, 46 рисунков, 9 приложений. Список литературы включает 401 источник, в том числе 326 – иностранных авторов.

ГЛАВА 1 ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СЕЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА НА ВЫСОКОЕ СОДЕРЖАНИЕ НАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ (обзор литературы)

1.1 Подсолнечник как объект исследований

Подсолнечник – одна из основных масличных культур в мире. В настоящее время подсолнечник культивируют в основном в Черноморском регионе; здесь сосредоточено более половины посевов мирового производства (Кауа et al., 2008a). Подсолнечник выращивают в 72 странах, причем Россия является крупнейшим производителем семян по убранной площади, за ней следуют Украина и Аргентина. Эти три страны обеспечивают около 56 % от общей уборочной площади (Al-Khayri et al., 2019). В 2025 г. мировое производство подсолнечника составило около 54,1 млн т семян, 31,4 % из них были произведены в Российской Федерации. Посевная площадь под подсолнечником в РФ в 2025 г. составила 11,07 млн га при средней урожайности 1,6 т/га. По производству подсолнечного масла Российская Федерация занимает лидирующее положение: в 2025 г. было произведено 6,7 млн т, что составляет 32,4 % от общемирового объема производства (отчет RuSeed по USDA, 2025).

1.1.1 Ботаническое описание подсолнечника

Подсолнечник относится к роду *Helianthus* L. Семейства Asteraceae (Compositae). По классификации А.В. Анащенко (1974) род *Helianthus* включает 9 многолетних и один однолетний вид. Возделываемый подсолнечник относится к виду *Helianthus annuus* L., который включает три подвида и 6 форм. Разновидность var. *Annuus* включает древние культурные и декоративные формы. Масличный подсолнечник относится к var. *Pustovojtii*

(Анащенко, 1979). По Jan, Seiler (2007) род *Helianthus* насчитывает 51 вид (14 однолетних и 37 многолетних).

Подсолнечник – однолетняя культура. Стебель растения травянистый, прочный, прямостоячий, покрыт волосками – трихомами (Harada, Miller, 1982). Средняя высота растения подсолнечника составляет от 160 до 180 см (Skoric et al., 2012), также разработаны коммерческие гибриды высотой от 120 до 150 см, которые называют полукарликовыми, в то время как карликовый подсолнечник имеет высоту от 80 до 120 см (Schneider, 1992; Горбаченко, Горбаченко, 2005). Длина стебля определяется количеством и длиной междоузлий. Как высокие, так и короткостебельные растения с большим количеством междоузлий будут иметь толстые стебли из-за положительной связи между количеством междоузлий и толщиной стебля (Knowles, 1978).

Корневая система подсолнечника относится к стержневому типу. Кроме главного и боковых корней имеется множество более мелких корешков (Никитчин, 1993). Пустовойт (1967) сообщал о глубине корней от 4 до 5 м у сортов с периодом вегетации от 100 до 110 дней.

Листья на стебле располагаются супротивно до 5 листьев, далее – спирально. Листовая пластинка простая, не рассеченная, от светло-зеленого до темно-зеленого цвета. Существуют значительные различия в размере листа, форме кончика, основания, края, поверхностном опушении и характеристиках черешка. В среднем число листьев у линий варьирует от 21 до 32, а у гибридов от 23 до 33 (Marinković et al., 1984). Гаврилова и Анисимова (2003) установили, что длина вегетационного периода линии положительно коррелирует с количеством листьев.

Растение культурного подсолнечника имеет одно или несколько соцветий – корзинок. Цветочная почка закладывается в среднем в фазе 8–12 настоящих листьев. Оберточный прицветник окружает цветочную почку. Форма корзинки бывает плоская, вогнутая, выпуклая, с различными деформациями (Гаврилова, Анисимова, 2003). Соцветие диаметром 6–40 см содержит два типа цветков – дисковые (трубчатые) и лучевые

(ложноязычковые). Лучевые цветки стерильны, обычно желтого цвета, но возможны разные цвета и оттенки (от малиново-красного до белого), могут иметь рудиментарный пестик, состоящий из столбика и рыльца, но без пыльников (Fick, 1976). Количество дисковых цветков колеблется от 100 до 2000 на корзинку (Hu et al., 2010). Трубчатые цветки открываются снаружи во внутренние ряды, ежедневно по два-четыре ряда, и цветение корзинки завершается в течение 5–8 дней.

Каждый дисковый цветок гермафродитный и состоит из одной нижней завязи, трубчатого венчика, образованного слиянием 5 лепестков и 5 пыльников, объединенных в трубку с отдельными нитями (Knowles, 1978). Подсолнечник является перекрестноопыляемым видом с протандрическими дисковыми цветками, т. е. мужская часть созревает раньше женской (Sharma et al., 2014). Пыльца крупная, округлой формы, покрыта оболочкой – экзиной с шипами, которые имеют коническую форму и шиповидные микроперфорации, что указывает на их энтомофильную природу (Harry et al., 1978). Размер пыльцевых зерен подсолнечника составляет 28–45 мкм, а их число в одном цветке – 16–40 тыс. шт. (Воронова, Гаврилова, 2019; Vear et al., 1990; Демури и др., 2024). Удлинение нижней части столбика толкает двулопастное опушенное рыльце вверх по трубке пыльника. На этой стадии рыльце невосприимчиво, потому что две лопасти удерживаются вместе, скрывая внутреннюю восприимчивую поверхность. К утру следующего дня рыльце полностью сформировано и остается восприимчивым до 4–5 дней (Al-Khaug et al., 2019).

После оплодотворения из каждого цветка развивается одна большая семянка, внутри которой содержится семя (ядро) в семенной оболочке, покрытое плотным околоплодником (лузгой). Размеры семянок составляют от 7 до 25 мм в длину и от 4 до 13 мм в ширину. По форме семянки могут быть линейными, яйцевидными или почти круглыми, а в поперечном сечении варьировать от плоских до почти круглых. Крупные семянки часто имеют толстую лузгу и относительно небольшие ядра. Мелкие семянки, напротив,

имеют более тонкий околоплодник, плотно прилегающий к ядру. Семянки с более низкой долей лузги обычно имеют более высокое содержание масла (Hu et al., 2010). Все части зародыша семени содержат клетки с высоким содержанием депонируемого жира (Попов и др., 1975; Дьяков и др., 1975). Окраска семянки зависит от пигментов, накапливающихся в эпидерме и гиподерме перикарпия, а также наличия фитомеланового слоя в лузге (Putt, 1940; Демушин и др., 1986; Толмачев, 2005). Наиболее часто встречаются черные или полосатые семянки, реже белые, серые, темно-фиолетовые, темно-рыжие, бежевые (Гаврилова, Анисимова, 2003).

Растения культурного подсолнечника обычно однокорзинчатые. В селекции гибридов используют ветвистые растения в качестве отцовской формы. Благодаря наличию боковых ветвей продолжительность цветения таких растений увеличивается. Признак ветвления подсолнечника характеризуется высокой морфологической изменчивостью. Тип ветвления может быть сильным или слабым; базальным, апикальным или сплошным; с короткими или длинными боковыми ветвями (Sandu et al., 1996; Толмачёв, Толмачёва, 2001; Толмачев и др., 2009). Согласно Miller and Fick (1997), ветвление наследуется доминантно у диких видов подсолнечника, а у культурного подсолнечника этот признак часто контролируется рецессивными аллелями генов.

1.1.2 Происхождение и доместикация

Родина подсолнечника – Северная Америка. Около 2000 лет назад древние люди в Северной Америке совершили первые попытки выращивания подсолнечника, использовали в пищу и для лечения (Fick, 1978; Seiler, Jan, 2011).

Heiser (Heiser, 1978; Heiser et al., 1969) предложил следующий сценарий доместикации подсолнечника от его прародителя, дикого *H. annuus*. До прибытия человечества в Новый Свет *H. annuus* был ограничен юго-западом

нынешнего США. Сорный подсолнечник впоследствии был одомашнен в центральной части США и перенесен на восток и юго-запад. Крупные семянки (>7 мм в длину) были найдены на нескольких археологических участках в центральных и восточных штатах. Молекулярные доказательства согласуются с гипотезой о том, что окультуренный подсолнечник произошел от дикой формы *H. annuus*, возможно, на Среднем Западе (Rieseberg, Seiler, 1990). Два фрагмента семян, обнаруженных на участке Сан-Андрес в Мексике, далеко за пределами современного ареала распространения *H. annuus*, были заявлены как доказательства одомашнивания подсолнечника (Lentz et al., 2001). Генетические исследования подтвердили, что все современные формы культурного подсолнечника произошли от диких предковых популяций в восточной части Северной Америки (Blackman et al., 2011; Smith, 2013).

Подсолнечник был завезен в Европу испанцами в XVI веке из Нового Света, где выращивался в основном как декоративное растение (Putt, 1978). После ввоза в Российскую империю в XVIII веке подсолнечник стал использоваться и в качестве масличной культуры (Škorić et al., 2012).

1.1.3 Генетические ресурсы подсолнечника

В разных странах мира есть несколько крупных генетических банков, обладающих генетическими коллекциями культурного подсолнечника *H. annuus* и его дикорастущих родственных видов. Всего было сообщено о 39 380 образцах подсолнечника из 92 учреждений. Крупнейшие коллекции, содержащие 62 % образцов, включают хранилища в странах: США, Сербии, Китае, Франции, Бразилии, Австралии, России, Индии, Марокко, Польше и Венгрии. Наиболее крупные коллекции поддерживаются во Франции и США.

В коллекции INRA (Тулуза, Франция) содержится 5 576 образцов культурного подсолнечника и более 500 дикорастущих экотипов (Al-Khayri et al., 2019). По данным Terzić et al. (2020), эта коллекция включает 2 300 инбредных линий культивируемого подсолнечника, из которых 1 500 линий –

французского происхождения, остальные в основном из США (340 линий), Болгарии (88 линий), России (87 линий) и Румынии (82 линии), а также из 16 других стран; 403 сорта-популяции; 665 образцов дикорастущих видов *Helianthus*, из них 369 – дикорастущие *H. annuus*, 66 образцов других однолетних видов *Helianthus* и 230 образцов многолетних видов подсолнечника; 180 клонов культурных форм топинамбура (*Helianthus tuberosus*).

Коллекция генетического банка USDA (США) насчитывает 4 087 образцов: 1 886 культивируемых *H. annuus* и 2 201 дикорастущих, из которых 1 359 являются однолетними и 842 – многолетними видами (Seiler, Marek, 2011). В обзоре Terzić et al. (2020) приводятся последние данные о коллекции USDA: 2 616 инбредных линий культурного подсолнечника, 4 источника ЦМС, 1 057 образцов дикорастущего *H. annuus*, 636 и 904 образца однолетних и многолетних видов *Helianthus* соответственно.

В ICAR-Indian Institute of Oilseeds Research (Индия) содержатся 3 273 образца: 1 200 экзотических линий, 97 генетических линий, 360 инбредных линий, 42 дикорастущих вида и 154 производных дикорастущих видов (Dudhe, Sujatha, 2016). По данным Terzić et al. (2020) данная коллекция включает 1 918 инбредных линий подсолнечника, 686 сортов-популяций, 447 образцов дикорастущего *H. annuus* и 50 образцов однолетних дикорастущих видов подсолнечника.

Всероссийский научно-исследовательский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) является старейшим генетическим банком подсолнечника, первые записи в котором датируются 1922 годом. Коллекция подсолнечника в ВИР насчитывает 2 730 образцов, из которых 2 288 образцов культурного (*H. annuus*) и 442 образца дикорастущего подсолнечника, принадлежащих 24 видам, из которых пять однолетних и 19 многолетних видов (Gavrilova et al., 2014; Terzić et al., 2020).

В Oil Crops Research Institute (Китай) хранится 2 813 образцов подсолнечника (Gao et al., 2001).

В Институте полевых и овощных культур в г. Нови-Сад (Сербия) в коллекции имеется 21 многолетний и 7 однолетних видов, представленных 447 образцами (Atlagić et al., 2006).

Генный банк подсолнечника INTA (Аргентина) включает 414 линий культурного подсолнечника, 406 сортов-популяций, 63 образца дикорастущего *H. annuus* и 38 образцов однолетних видов подсолнечника (Terzić et al., 2020).

Во ВНИИМК также содержится генетическая коллекция культурного подсолнечника, которая включает линии-доноры различных генов, контролирующих морфологические особенности растения, устойчивость к возбудителю ложной мучнистой росы (ЛМР) и устойчивость к гербицидам, линии-доноры мутаций состава жирных кислот и состава токоферолов (Demurin, Borisenko, 2014; Goryunova et al., 2019; Чебанова и др., 2019).

Размер генома *Helianthus annuus* оценивается величиной примерно в 3,6 млрд пар оснований. Первая, самая ранняя версия генома подсолнечника была создана для высокоолеиновой линии НА412-НО с использованием секвенирования нового поколения методом коротких прочтений на платформе Illumina и с применением технологии пиросеквенирования 454 от компании Roche. Суммарная длина физической карт 17 хромосом составила около 3,3 млрд пар оснований (Grassa, 2015).

Более совершенная сборка генома была получена для инбредной французской линии XRQ путем интеграции длинных прочтений на платформе PacBio RS II (Badouin et al., 2017). В 2020 г. в биоинформатической базе данных NCBI стала доступна новая версия аннотированного генома – HanXRQr2.0-SUNRISE (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_002127325.2/). Геномы ряда инбредных линий ре-секвенированы, и информация о них доступна на сайте NCBI. Однако следует отметить, что геном подсолнечника из-за своей сложности пока еще полностью не аннотирован.

1.2 Основные направления селекции подсолнечника

1.2.1 Селекция сортов подсолнечника

Селекционная работа по подсолнечнику была начата в 1912 г. на опытных станциях Круглик, Харьковская и Саратовская, где были выведены сорта Круглик 7-15-163, Харьковская Зеленка и Саратовский 169. Масличность этих первых сортов научной селекции не превышала 33 % (Форпост ... , 2012).

Пустовойт В.С. относил к основным направлениям селекции сортов подсолнечника высокую продуктивность и масличность, устойчивость к болезням, заразице, подсолнечной моли, а также сокращенную продолжительность вегетационного периода. Для повышения масличности и улучшения основных характеристик сортов им был разработан селекционный метод, основанный на индивидуальном отборе с резервом семян. К 1927 г. на опытной станции Круглик впервые был создан сорт Круглик А-41 с содержанием масла в семенах 36–37 %, а спустя 11 лет данный показатель достиг 50,7 % в абсолютно сухих семенах. В последующие годы были созданы высокомасличные сорта-популяции: ВНИИМК 8931, ВНИИМК 8883, ВНИИМК 6540, Передовик, Салют (Бородин, 2012; Borodulina et al., 1974). Передовик и Армавирский 3497 были двумя из наиболее широко выращиваемых сортов в СССР, каждый из которых занимал около 1,2 млн га посевной площади в 1966 г. Сорт Передовик также широко выращивался в США, Канаде, Европе и других частях мира до внедрения гибридов (Schneider, Putt, 1997). Данный сорт обладал высоким содержанием масла, средней высотой, относился к среднеспелой группе, был умеренно устойчивым к ржавчине и вертициллезному увяданию, а также устойчивым к заразице и европейской подсолнечной моли (Hu et al., 2010). В период с 1951 по 1973 гг. в результате селекционной работы во ВНИИМК урожайность подсолнечника возросла в 2,5 раза, а масличность возросла с 33,8 до 45, % (Dvoredkin, 1974).

В начале XX века Е.М. Плачек выделила первые инбредные линии и гибриды подсолнечника с более высокой урожайностью по сравнению с сортами, изучала проявление инбридинга и гетерозиса у подсолнечника (Плачек, 1930). В.К. Морозов с 1918 г. самоопылял отдельные растения сортов для закрепления в них некоторых признаков, проводил диаллельные скрещивания инбредных линий и обнаружил эффект гетерозиса в F_1 , проводил топ-кроссы и двойные скрещивания (Morozov, 1947).

Большой вклад в селекцию устойчивых к болезням сортов подсолнечника внесла Г.В. Пустовойт. В результате массовых скрещиваний лучших высокомасличных сортов с многолетним видом подсолнечника *Helianthus tuberosus* v. *purpurelus* L. ей удалось передать от дикого вида устойчивость к большому количеству болезней, поражающих культурный подсолнечник: ложной мучнистой росе, ржавчине, вертициллезу, белой и серой гнилям, а также к паразиту подсолнечника – заразихе. После 16 поколений потомства данного гибрида были получены 16 образцов с групповым иммунитетом, лучшие из которых имели масличность до 54–56 % в абсолютно сухих семенах (Пустовойт Г.В., 1964; 1966; Pustovoit, Gubin, 1974).

В результате дальнейшей многолетней работы с этим межвидовым гибридом на основе сорта ВНИИМК 8931 получен исходный материал для селекции новых устойчивых сортов (Гаврилова и др., 2018). Из потомства данного гибрида был получен сорт Прогресс, ставший первым сортом с устойчивостью к ложной мучнистой росе, вертициллезу, альтернариозу, ржавчине, пепельной и другим гнилям (Бородин, 2012). На основе данного сорта в ВИР были отобраны 16 инбредных линий с устойчивостью к ложной мучнистой росе и фомопсису (Гаврилова и др., 2018).

После обработки семян сорта ВНИИМК 8931 мутагеном диметилсульфатом Солдатовым К.И. и Харченко Л.Н. была получена серия мутантов, из которых выделили первый высокоолеиновый сорт подсолнечника Первенец (Солдатов и др., 1976). Этот сорт использовался во всем мире как источник высокоолеиновости в селекционных программах (Jocić et al., 2000;

Škorić et al., 2006; Демурин и др., 2004). На его основе в США были созданы первые инбредные высокоолеиновые линии восстановители фертильности и материнские линии (Гаврилова и др., 2018).

В период 1965–1975 гг. в мире сортами подсолнечника селекции ВНИИМК было занято 80 % от всех посевных площадей под этой культурой, а в последующие годы – до 94 % (Anaschenko, 1974; Pustovoit, Gubin, 1974).

В период с 1990 по 2012 гг. были созданы сорта по разным направлениям селекции: скороспелые – Р453, Бузулук, СУР; кондитерские – СПК, Лакомка, Орешек; грызовый – Бородинский; высокомасличные – Пересвет, Мастер; высокоолеиновый – Круиз; устойчивый к гидролитическому распаду – Фаворит; силосный – Белоснежка (Бородин, 2012). В последнее десятилетие в ВНИИМК была продолжена работа по селекции новых сортов подсолнечника.

1.2.2 Селекция гибридов подсолнечника

Источник цитоплазматической мужской стерильности у *Helianthus petiolaris* был открыт Leclercq (1969) в INRA во Франции. Путем гибридизации *H. petiolaris* и *H. annuus* и возвратного скрещивания с *H. annuus* Леклерк перенес геном *H. annuus* в цитоплазму *H. petiolaris* и получил первые цитоплазматически мужские стерильные растения, которые стали основой цитоплазмы PET1 ЦМС (французской), в настоящее время используемой в большинстве гибридов. Система восстановления фертильности была идентифицирована М. Кинманом в USDA в США (Kinman, 1970), что проложило путь к коммерческому гетерозису, который значительно повысил урожай семян, не снижая содержание масла в семенах. Лучшие гибриды давали на 20 % больше урожая, чем сорта, доступные в то время (Hu et al., 2010).

В настоящее время более 90 % подсолнечника выращивается из гибридных семян. Гибриды подсолнечника оказались предпочтительнее сортов открытого опыления из-за более высокого потенциала урожайности и

однородности созревания. Превосходная продуктивность гибридов обусловлена проявлением гетерозиса, который проявляется из-за генетической дивергенции родителей и высокой комбинационной способности обоих родителей, что приводит к объединению различных аллелей в одном генотипе. Существует положительная связь между генетическим расстоянием и лучшим родительским гетерозисом (Hladni et al. 2018).

Основные направления в гибридной селекции подсолнечника включают: разработку гибридов с высокой урожайностью семян и масла, устойчивых к болезням и засухе, гибридов с измененным качеством масла, кондитерских гибридов, устойчивых к гербицидам, и декоративных гибридов (Jocić et al., 2015).

Урожайность. Во всех селекционных программах по подсолнечнику одним из целевых признаков является урожайность. Считается, что это количественный признак, который контролируется полигенной системой, а также сильно зависит от факторов окружающей среды. В соответствии с Škorić et al. (2012), урожайность и выход масла определяют следующие признаки: густота стояния растений на единице площади, продуктивность семян одного растения, масса 1000 семян, лужистость и масличность семян.

Продуктивность семян одного растения подсолнечника связана с общим количеством цветков в корзинке, уровнем автофертильности, количеством сформировавшихся семян и их массой (Connor, Hall, 1997).

Основные достижения в повышении урожайности подсолнечника были связаны с отбором линий с высокой комбинационной способностью родительских компонентов гибридов или с отбором адаптаций растений к ограничивающим условиям в определенных областях выращивания (Fernandez-Martinez et al., 2009).

К основным факторам, определяющим урожайность, Морозов (1947) и Пустовойт В.С. (1975) относили размер, толщину и форму корзинки. Наиболее продуктивной считается корзинка среднего размера (20–25 см), тонкая и плоская.

В селекции подсолнечника на высокий генетический потенциал по урожайности семян следует делать акцент на прямых компонентах продуктивности, которые имеют сильную положительную корреляцию с урожайностью семян, а именно: общее число семян на корзинку и масса 1000 семян (Hladni et al., 2011).

Качество масла. Еще одним важным качественным признаком подсолнечника является соотношение различных жирных кислот в масле. Высокоолеиновая мутация, полученная Солдатовым (1976), была одной из первых искусственных мутаций, имевших благоприятный нутрициологический эффект, хотя и отрицательный в биохимическом действии, поскольку она блокировала ферментативное превращение олеиновой кислоты в линолевую. В настоящее время в разных селекционных организациях по всему миру создано большое количество высокоолеиновых гибридов подсолнечника, также в США разработаны и возделываются среднеолеиновые гибриды. После открытия мутаций высокого содержания насыщенных жирных кислот был создан ряд гибридов подсолнечника с высоким содержанием стеариновой кислоты под общей торговой маркой Нутрисан. Более подробно данное направление будет рассмотрено в главе 1.6.

Устойчивость к болезням. Болезни являются ограничивающим фактором в производстве подсолнечника во всех странах мира. В общей сложности насчитывается более 30 патогенных микроорганизмов, которые, как известно, поражают подсолнечник и вызывают болезни, наносящие экономический ущерб при получении урожая (Škorić, 2012). Наиболее важными направлениями в селекции являются устойчивость к ложной мучнистой росе, ржавчине и сухой гнили.

Ложная мучнистая роса (ЛМР) вызывается оомицетом *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berlese et de Toni. и является основным ограничением для мирового производства подсолнечника, вызывая значительные потери урожайности восприимчивых гибридов. Поиск новых источников

устойчивости к ЛМР является основной целью всех программ селекции подсолнечника.

Устойчивость к ложной мучнистой росе подсолнечника контролируется генами *Pl*. Первые гены устойчивости к ЛМР подсолнечника, *Pl₁* и *Pl₂*, были выявлены в 1970–1972 гг. (Zimmer, Kinman, 1972; Vrânceanu, 1970). Было обнаружено, что большинство генов устойчивости к ложной мучнистой росе наследуются доминантно, и для них разработаны молекулярные маркеры.

В настоящее время определены и картированы 32 гена устойчивости к ложной мучнистой росе, которые распределены по всему геному подсолнечника: *Pl₁₃*, *Pl₁₄*, *Pl₁₆* и *Pl_{Arg}* на LG1; *Pl₁*, *Pl₂*, *Pl₆*, *Pl₇*, *Pl₁₅* и *Pl₂₀* на LG8; *Pl₅*, *Pl₈*, *Pl₂₁*, *Pl₂₂*, *Pl₃₁*, *Pl₃₂* и *Pl₃₄* на LG13; *Pl₁₇*, *Pl₁₉*, *Pl₂₇*, *Pl₂₈* и *Pl₃₇* на LG4; *Pl₁₈*, *Pl₂₆* и *Pl₃₈* на LG2 согласно справочной карте подсолнечника SSR (Pecrix et al., 2018; Dimitrijevic, Horn, 2018; Qi et al., 2023).

Ржавчина подсолнечника, вызываемая грибом *Puccinia helianthi* Schwein., особенно вредоносна в Австралии, Аргентине, Южной Африке и Северной Америке (Qi et al., 2015a). В России в последнее десятилетие наблюдается интенсивное распространение ржавчины, что обусловлено появлением новых, более вирулентных биотипов возбудителя. По данным Араслановой и др. (2019), в разных регионах России на подсолнечнике в общей сложности было выявлено пять рас ржавчины с кодами вирулентности: 100, 300, 700, 722 и 772. По данным фитопатологического мониторинга на сортах во ВНИИМК в 2007–2017 гг. установлено ежегодное поражение подсолнечника ржавчиной с частотой встречаемости болезни от 16,0 до 52,0 % в зависимости от условий года. Наиболее сильно подвержены заражению среднеспелые и позднеспелые сорта, а самыми устойчивыми являются скороспелые сорта (Децына и др., 2018).

Большинство генов устойчивости к ржавчине (гены *R*), описанных до сих пор, являются моногенными доминантными. Гены *R₄*, *R_{u6}*, *R₁₁*, *R_{adv}*, *R_{13a}* и *R_{13b}* расположены в LG13 (Qi et al., 2011). Три независимых гена, *R₅*, *R₄*, *R₁₃* с

двумя аллелями R_{13a} и R_{13b} , а также R_{12} являются перспективными источниками устойчивости к ржавчине (Qi et al., 2015; Gong et al., 2012).

Qi et al. (2015b) также выполнили пирамидирование с помощью маркеров R_2 и R_{13a} в кондитерском подсолнечнике с использованием маркеров SSR и SNP. Были получены 11 растений F_2 , гомозиготных по двум генами устойчивости, они имели более высокую устойчивость к вирулентным расам ржавчины по сравнению с исходными линиями, несущими по одному гену устойчивости. Дальнейшее пирамидирование генов R может привести к долгосрочным улучшениям устойчивости подсолнечника к ржавчине (Dimitrijevic, Horn, 2018).

Белая гниль, вызванная *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary, поражает подсолнечник на всех стадиях вегетации: от проростков, приводя к их полной гибели, до семян, снижая их всхожесть (до 100 %). По Škorić (2012), существует три основные формы склеротиниоза: корневая, стеблевая (заражение происходит через лист) и корзиночная.

Было показано, что наследование устойчивости к *Sclerotinia* является количественным, в целом аддитивным, с умеренным уровнем наследуемости (Castaño et al., 2001). Vasic et al. (2004) установили эпистатическое влияние на наследование устойчивости к *Sclerotinia*. В результате селекционной работы современные сорта стали менее подвержены поражению, однако в неблагоприятных условиях большинство генотипов подсолнечника могут демонстрировать высокие уровни поражения (Serre et al., 2004), в связи с чем необходима дальнейшая работа в этом направлении (Hu et al., 2010).

Фомопсис (*Diaporthe/Phomopsis helianthi* Munt.-Cvetk. Mihaljc. & M. Petrov) впервые начал наносить экономический ущерб производству подсолнечника в бывшей Югославии и Румынии, а вскоре после этого появились сообщения о его нахождении во всех странах мира, возделывающих подсолнечник (Škorić, 2012).

Разные авторы, изучая инбредные линии с различной степенью устойчивости и их расщепляющиеся поколения, пришли к выводу, что

устойчивость к фомопсису контролируется путем частичного доминирования с преобладанием аддитивности (Vrânceanu et al., 1992a; Degener et al., 1999a).

Устойчивость к заразихе. Одним из главных лимитирующих факторов в производстве подсолнечника является поражение паразитом подсолнечника заразихой (*Orobanche cumana* Wallr.), снижающей урожайность на 50 % при выращивании восприимчивых гибридов, часто достигая 100 % на сильно зараженных полях (Shi, Zhao, 2020; Molinero-Ruiz et al., 2015).

Заразиха присутствует во многих странах Европы и Азии, особенно в Центральной и Восточной Европе, России, Испании, Турции, Израиле, Иране, Казахстане и Китае, за исключением Северной и Южной Америки (Păscureanu-Joita et al., 2012; Kaya, 2014; Antonova, 2014; Molinero-Ruiz et al., 2015). В Средиземноморском регионе и Западной Азии около 16 миллионов га поражены заразихой (Delavault, 2015).

За последние несколько лет распространение заразихи и развитие новых и более вирулентных рас находились под интенсивным наблюдением. Заразиха подсолнечника обладает большой способностью к распространению и мутациям (Fernández-Martínez et al., 2015). В 2022 г. Антонова и др. (2022; 2024) впервые обнаружили наследственно закреплённые кустистые формы отдельных особей расы G, что является эволюционно более продвинутым признаком.

Меры по контролю распространения заразихи в первую очередь включают севооборот и применение гербицидов, ингибирующих фермент ацетолактатсинтазу (ALS). Однако также был зарегистрирован случай устойчивости заразихи к гербицидам (Kaundun et al., 2024). Как показали многочисленные исследования, наиболее эффективным методом борьбы с заразихой выступает селекция на устойчивость к паразиту. Качественная устойчивость к заразихе контролируется основными генами и является расоспецифичной (Perez-Vich et al., 2013). При этом селекционный процесс должен быть непрерывным, так как закреплённая в гибридах генетическая устойчивость быстро преодолевается при появлении новой, более вирулентной

расы заразики (Imerovski et al., 2016; Cvejić et al., 2020). В последние годы в разных странах заразики подсолнечника на полях представлена расами E, F, G и H (Кауа, 2014; Duca et al., 2019; Maklik et al., 2018; Антонова и др., 2020). В Российской Федерации учеными ВНИИМК проводится регулярный мониторинг принадлежности семян заразики с разных полей к определенным расам. На полях в Ростовской, Воронежской, Белгородской областях и Краснодарского края, установлено разнообразие рас заразики, собранной в 2019 г., идентифицированы расы E, F и высоковирулентная G (Антонова и др., 2020).

Впервые заразики была обнаружена на подсолнечнике в Саратовском округе в России в 1890-е годы (раса A). Первые сорта подсолнечника Саратовский 169, Круглик 631 и Круглик А-41 были устойчивы к расе A (Пустовойт В.С., 1926; Плачек, 1928; Пустовойт В.С., 1937).

Раса В паразита появилась в России в 1926 г. в Ростовской области. В 1930-е годы, Л.А. Жданов получил ряд сортов, устойчивых к расе В (Morozov, 1947). Впоследствии ряд продуктивных сортов, устойчивых к этой расе, были разработаны во ВНИИМК. Наиболее важным из них были Передовик и ВНИИМК 8931 (Pustovoit, 1966).

Генетический анализ расового состава заразики в Румынии был проведен Vrânceanu (1980), определившим пять рас возбудителя (A, B, C, D и E), используя набор линий-дифференциаторов, которые обладали доминантными генами устойчивости (Or_1 , Or_2 , Or_3 , Or_4 и Or_5).

Ген $HaOr_5$ обеспечивает устойчивость к расе E заразики подсолнечника, предотвращая связь *O. citana* с корневой сосудистой системой (Pubert et al. 2024). Устойчивость к расе F из Румынии контролируется геном Or_6 (Pacureanu-Joita et al., 2004; Pérez-Vich et al., 2004c), а ген $HaOr_7$ контролирует расу F из Испании, а также другие более вирулентные расы (Duriez et al., 2019; Martín Sanz et al., 2020). В некоторых генотипах подсолнечника устойчивость к расе F контролируется либо рецессивными аллелями в двух независимых локусах (Akhtouch et al., 2002; Fernández Martínez et al., 2004; Rodríguez-Ojeda

et al., 2001), либо доминантно-рецессивным эпистазом двух локусов (Akhtouch et al., 2016).

Источником устойчивости к расе G_{TK} заразики стал вид дикого подсолнечника *Helianthus debilis* subsp. *tardiflorus*. Данный признак контролируется одним доминантным геном Or_{Deb2} (Fernández Aparicio et al., 2022). Количественная устойчивость к расам F и G обусловлена действием частично доминантного гена Or_{SI} (Martín Sanz et al., 2020). Ген $or_{ab-vl-8}$, который контролирует устойчивость к расам выше F, демонстрирует рецессивное наследование (Imerovski et al., 2016). Устойчивость к расе G у растений подсолнечника, полученных от скрещивания с *H. praecox*, контролируется одним доминантным геном Or_{pral} (Sayago et al., 2018). Новый доминантный ген Or_{Anom1} , полученный от дикого *H. anomalus*, обеспечивает позднюю устойчивость к расе G после того, как паразит прикрепился к корням хозяина (Fernández-Melero et al., 2024). Устойчивость к заразики расы G_{RU} , распространенной в России, регулируется одним доминантным геном Or_7 (Guchetl et al., 2019), который, как было установлено, идентичен $HaOr_7$ (Savichenko et al., 2024).

Во ВНИИМК разработана надежная система SCAR-маркеров RORS1/SORS9 для идентификации наличия/отсутствия устойчивости к заразики расы G_{RU} у растений подсолнечника (Савиченко и др., 2023).

Позже в дополнение к этим основным качественным генам были идентифицированы локусы количественных признаков (QTL), которые играют роль в снижении количества клубеньков заразики, прикрепленных к корням подсолнечника (Pérez-Vich et al., 2004c; Louarn et al., 2016; Imerovski et al., 2019; Cvejic et al., 2020).

В 2023 г. в Испании обнаружена популяция заразики, которая преодолевает устойчивость линии подсолнечника DEB2 (Or_{Deb2}), устойчивой ко всем оцененным ранее популяциям расы G (Fernández-Aparicio et al., 2022; Fernandez-Melero et al., 2023).

Селекционная группа института IFVCNS в Сербии успешно вывела гибриды подсолнечника с повышенной устойчивостью к зарази́хе за счет включения нескольких генов устойчивости в один генотип (Cvejić et al., 2023).

Гербицидоустойчивость. Важным селекционным признаком в последнее десятилетие стала устойчивость (толерантность) к гербицидам из класса имидазолинонов и сульфонилмочевин.

Впервые устойчивость к имидазолиновым гербицидам была выявлена у дикорастущего подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) в Канзасе и Южной Дакоте на соевых полях, обрабатываемых гербицидом в течение семи лет подряд (Al-Khatib et al., 1998; White et al., 2002). Признак устойчивости к гербицидам был внедрен в элитные инбредные линии подсолнечника с помощью традиционных методов селекции. Были созданы линии IMISUN-1, IMISUN-2, линия-закрепитель стерильности HA425 и две линии восстановителя фертильности пыльцы RHA426 и RHA427 (Miller, Al-Khalib, 2000).

В 2004 г. были созданы линии SURES-1 и SURES-2 с устойчивостью к сульфонилмочевинным гербицидам с действующим веществом трибенурон-метил (Miller, Al-Khalib, 2004).

Новый признак толерантности к имидазолинону был получен посредством мутагенеза EMS и последующей селекции. Линии и гибриды, гомозиготные по мутации *CLHA-Plus*, продемонстрировали лучшую толерантность к имидазолиновым гербицидам, чем коммерчески доступные линии подсолнечника IMISUN, которые являются гомозиготными по генам *Imr1* и *Imr2*. В результате теста на аллелизм было установлено, что *Imr1* и *CLHA-Plus* являются аллелями локуса AHASL1 (Sala et al., 2008a; Sala et al., 2008b; Sala et al., 2008c).

Bruniard, Miller (2001) установили дигенный контроль признака устойчивости к имидазолиновым гербицидам. Главный ген имеет полудоминантный тип действия (*Imr1*), а второй является геном-модификатором (*Imr2*) при наличии главного гена. Устойчивость растений

гибридов подсолнечника проявляется только при гомозиготном состоянии двух генов – *Imr1Imr1*, *Imr2Imr2*.

Josić et al. (2008) сообщили, что устойчивость подсолнечника к трибенурон-метилу контролируется одним доминантным геном *Sur*.

В Российской Федерации исследования устойчивости подсолнечника к имидазолинонам начаты в 2003 г. во ВНИИМК. Создан исходный селекционный материал с устойчивостью к имидазолиновым гербицидам на основе публичных источников с генами *Imr1* и *Imr2* и к сульфонилмочевинным гербицидам на основе доноров SURES-1 и SURES-2 (Демулин, Перстенёва, 2007; Демулин и др., 2013).

Также было установлено, что гербициды ALS-ингибирующего типа (имидазолиноны и сульфонилмочевины) показали высокую эффективность в уничтожении жизнеспособных клубеньков вирулентной популяции заразики (Демулин, Перстенёва, 2011). Во ВНИИМК была разработана 9-балльная шкала оценки фитотоксичности ALS-ингибирующих гербицидов на подсолнечнике (Демулин и др., 2013).

Мутантный аллель *Ahas11-4* был обнаружен у одного из дикорастущих растений подсолнечника, собранного вдоль дороги в Аргентине. В результате интрогрессии признака толерантности в восприимчивую линию B770 была получена линия RW-B. *Ahas11-4* представляет собой совершенно новый вариант гена, контролирующего перекрестную толерантность к различным ингибирующим AHAS гербицидам, а также к гербицидам всех ранее разработанных технологий Clearfield, ExpresSun и Clearfield Plus (Sala, Bulos, 2012; Sala et al., 2012). Breccia et al. (2019) оценили эффект двух аллелей *Ahas11-1* и *Ahas11-4* и установили, что мутация *Ahas11-4* обуславливает высокий уровень устойчивости к гербицидам имазапир и метсульфурон-метил. Новая технология выращивания на основе мутации *Ahas11-4* получила название Air.

Последние тенденции в селекции и производстве подсолнечника объединяют гены устойчивости к заразики с устойчивостью к гербицидам (*Imr*

+ *Or* или *SU + Or*), а также некоторые другие гены устойчивости к болезням в одном гибриде, что позволяет им проявить максимальный потенциал продуктивности.

1.3 Биохимия жирных кислот

1.3.1 Биохимическая характеристика жирных кислот растительных масел

Термины «масло» и «жир» являются равнозначными понятиями, однако выбор термина основан на физическом состоянии материала при комнатной температуре. Масла при комнатной температуре жидкие, а жиры – твердые (О’Брайен, 2007).

Жиры или триацилглицеролы – наиболее распространенный тип липидов. Жиры на 95 % состоят из жирных кислот (Тютюнников, 1992). Все жиры состоят из триглицеридов, которые сочетают одну молекулу глицерина и три жирные кислоты (Food fats..., 2006). Каждая молекула жирной кислоты состоит из карбоксильной группы (кислород, углерод и водород), присоединенной к цепочке атомов углерода и связанных с ними атомов водорода. Все жирные кислоты содержат четное число атомов углерода (от 4 до 24). Жирные кислоты, встречающиеся в пищевых жирах и маслах, подразделяются на насыщенные (предельные) и ненасыщенные (непредельные) (Ленинджер, 1985; Тютюнников и др., 1992). Между двойными связями в ненасыщенных жирных кислотах всегда расположены три углеродных атома. В большинстве растительных масел преобладают жирные кислоты с двумя двойными связями (Щербаков, 1991; Ленинджер, 1985; Новиков, 2012).

Более 50 различных жирных кислот может запасаться в растениях, но, несмотря на их большое разнообразие, в состав липидов в основном входят высшие кислоты, содержащие 16, 18, 20 и 22 атома углерода (Верецагин,

1958). Качественный состав жирных кислот и их количественное соотношение определяют свойства жиров (Кретович, 1986). Благодаря наличию двойных связей ненасыщенные жирные кислоты являются химически более активными. Эта реакционная способность возрастает по мере увеличения числа двойных связей (Food fats..., 2006).

Высокое содержание предельных жирных кислот определяет высокую температуру плавления масла, благодаря чему высоконасыщенные масла остаются твердыми при положительных температурах, в то время как большинство растительных масел остается жидкими при комнатной температуре за счет высокой доли ненасыщенных жирных кислот (Новиков, 2012).

Из ненасыщенных жирных кислот в растительных маслах наиболее часто встречаются олеиновая, линолевая и α -линоленовая (Harwood, 1988; He et al., 2020). Наиболее распространенными насыщенными жирными кислотами являются пальмитиновая (C16:0) и стеариновая (C18:0), которые входят в состав твердых растительных масел. В жидких растительных маслах они содержатся в значительно меньших количествах. Пальмитиновая кислота входит в состав всех растительных масел.

Около 75 % растительных масел получают из семян масличных растений, а оставшиеся 25 % поступают из перикарпия масличных плодов, в основном масличной пальмы и оливы (Salas et al., 2000). Интересен и тот факт, что только 5 % семейств тропических растений запасают масло в зародышах, а в умеренном поясе доля таких семейств составляет 80 % (Верещагин, 1958). Почти все масла, получаемые из плодов и семян растений тропического пояса, содержат высокие концентрации насыщенных жирных кислот (Salas et al., 2009).

При низких температурах высокий уровень предельных жирных кислот вызывает хрупкость мембран, вызывая лизис клеток. Поэтому накопление насыщенных жирных кислот может поддерживаться только при постоянно высоких температурах тропического климата. Этот факт был описан еще в

работах С.Л. Иванова. Именно он стал основоположником теории маслообразовательного процесса. Исследуя состав и количественные соотношения жирных кислот растений и условия их произрастания, он сформулировал климатогеографическую зависимость образования жирных кислот. Согласно данной теории, по мере продвижения от экватора к полюсам степень насыщенности масел снижается и увеличивается доля ненасыщенных жирных кислот (Иванов, 1961). Масла тропических растений содержат больше предельных жирных кислот, чем растения более северных регионов.

1.3.2 Синтез жирных кислот

Биосинтез жирных кислот (ЖК) – это динамичный процесс, который регулируется генами и факторами среды. Большие успехи были достигнуты в характеристике ключевых ферментов синтеза ЖК и понимании регуляции их экспрессии и активности (He et al., 2020; Rajasekharan, Nachiappan, 2010). Синтез ЖК связан со сложным многокомпонентным комплексом. Жирные кислоты синтезируются *de novo* в строме пластид из ацетилкофермента А (ацетил-КоА) благодаря согласованному действию ключевого фермента – пластидной ацетил-КоА-карбоксилазы (АККаза), которая преобразует ацетил-КоА в малонилкоферментА (малонил-КоА) и синтетазы жирных кислот (Harwood, 1988). АККаза является начальным ферментом в биосинтезе ЖК, поэтому скорость ее работы определяет скорость синтеза липидов (Хелдт, 2011). Сначала фермент малонил-КоА транспортирует двухуглеродный малонильный блок на ацил-переносящий белок (АПБ) (Лось, 2014). Посредством АПБ остаток жирной кислоты, связанный тиоэфирной связью, переходит от одного фермента к другому (Новиков, 2012; Хелдт, 2011). Дальнейшие этапы биосинтеза ЖК протекают при участии мультиэнзимных комплексов. Удлинение цепи ЖК происходит при переносе ацильного остатка на новый АПБ, после чего образуется β -кето-ацил-АПБ при конденсации ацил-АПБ и малонил-АПБ. β -кето-ацил-АПБ-синтетаза I (KAS I) позволяет

синтезировать ЖК только до пальмитиновой (C16:0), а для синтеза более длинноцепочечных ЖК необходима β -кето-ацил-АПБ-синтетаза II (KAS II) (Хелдт, 2011; Brown et al., 2009). Синтез ЖК *de novo* заканчивается образованием жирных кислот с 16 и 18 атомами углерода в цепи (рисунок 1).

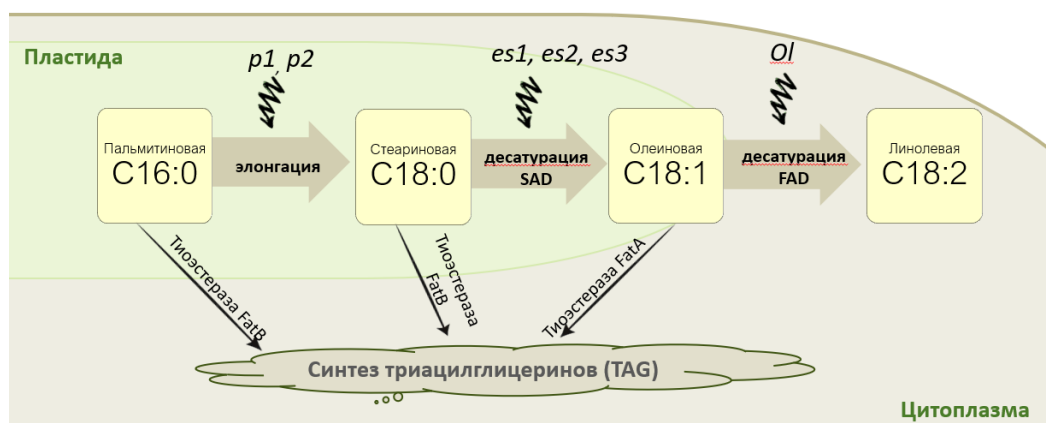


Рисунок 1 – Схема биосинтеза жирных кислот масла семян подсолнечника (ориг.)

Пальмитиновая (C16:0) и стеариновая (C18:0) кислоты могут быть элонгированы путем добавления двух углеродных единиц к цепи, а также могут быть десатурированы в определенных местах углеводородной цепи, в результате чего образуются *цис*-двойные связи. Ферменты, образующие двойные связи, называются десатуразами жирных кислот. Согласно принятой в настоящее время схеме, десатурация стеариновой кислоты с образованием олеиновой кислоты в форме, связанной с АПБ, катализируется стеароил-АПБ-десатуразой (Δ^9 -десатураза, SAD) в строме хлоропластов (или пластид) (Stumpf, 1980). Полученная олеиновая кислота транспортируется в тилакоидную мембрану или в цитоплазму (He et al., 2020). После транспортировки из пластиды дополнительная десатурация и другие модификации, такие как удлинение, осуществляются мембраносвязанными ферментами в эндоплазматическом ретикулуме (Brown et al., 2009; Durruty et al., 2016). Десатурация олеиновой кислоты в линолевую кислоту инициируется Δ^{12} -десатуразой (FAD2) (Dar et al., 2017). Таким образом, в линейном

биосинтетическом пути каждая следующая жирная кислота в цепи служит прямым прекурсором последующей [Martinez-Force, Garces, 2002].

Включение ЖК в структурные и запасные липиды мембраны катализируется ферментами ацилтрансферазами. Активность ацилтрансфераз обнаруживается в нескольких различных органеллах, таких как митохондрии, эндоплазматический ретикулум и пластиды, но наиболее биохимически охарактеризованной является серия реакций, приводящих к биосинтезу триацилглицеридов в эндоплазматическом ретикулуме развивающихся семян (Brown et al., 2009).

1.3.3 Изменение жирнокислотного состава в период формирования семян подсолнечника

Исследования изменения содержания четырех основных жирных кислот (олеиновой, линолевой, пальмитиновой и стеариновой) показали, что жирнокислотный состав масла на начальных фазах формирования семян существенно отличается от состава зрелых семян.

Robertson et al. (1978) установили, что общее содержание насыщенных жирных кислот составляло 27 % на 7-й день после цветения, а затем снижалось до постоянных 9 % к 35-му дню после цветения. Содержание линоленовой кислоты составляло 10,7 % на 7-й день после цветения, а затем снижалось до менее 0,1 % к 28-му дню. Олеиновая кислота составляла около 12 % на 7-й день после цветения, к 14-му дню увеличивалась до 59,6 %, а затем постепенно снижалась до 31,4 % к 56-му дню после цветения (ДПЦ). С другой стороны, линолевая кислота составляла около 48 % на 7-й день после цветения, после уменьшалась до 23 % к 14-му дню, но затем постепенно увеличивалась до 59,2 % к 56-му дню после цветения.

Kabbaj et al. (1996) установили, что активность $\Delta 9$ -десатуразы в основном проявляется на 12-й день после цветения. В семенах гибрида линолевого типа, в составе масла которого преобладающей является линолевая

кислота, процент олеиновой кислоты начал снижаться после 20-го ДПЦ, в то время как $\Delta 12$ -десатураза в основном была выражена после 18-го ДПЦ и начала преобразовывать олеиновую кислоту в линолевую, а у высокоолеиновых гибридов не наблюдали этого преобразования. Однако Lagravère et al. (2000) установили, что накопление олеиновой кислоты в семенах двух высокоолеиновых гибридов происходило с разной скоростью. В семенах первого гибрида основное увеличение олеиновой кислоты произошло в течение 9 дней (14,52 % на 10-й ДПЦ и 80,43 % на 19-й ДПЦ), а для второго гибрида такое же увеличение появилось в течение 3 дней (19,83 % на 10-й ДПЦ и 79,34 % на 13-й ДПЦ). Это различие может быть связано с активностью $\Delta 9$ -десатуразы или с различной остаточной активностью $\Delta 12$ -десатуразы у обоих олеиновых генотипов.

В результате исследования особенностей накопления жирных кислот во время развития семян традиционного гибрида подсолнечника обнаружили, что изменения в процентном содержании миристиновой (C14:0), пальмитиновой (C16:0), пальмитолеиновой (C16:1), стеариновой (C18:0), олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2), арахидиновой (C20:0), бегеновой (C22:0), лигноцериновой (C24:0) кислот и содержании масла на разных стадиях развития семян были значительными. Максимальный процент линолевой кислоты (61,29 %) был обнаружен при полной зрелости. Масло семян подсолнечника имело максимальный процент стеариновой (5,1 %) и пальмитиновой (6,8 %) кислот во время начальной фазы налива семян (Onemli, 2012).

Garcés et al. (1989) изучали содержание основных жирных кислот в семенах обычного и высокоолеинового генотипов на 6-й, 12-й, 20-й и 30-й ДПЦ. Содержание пальмитиновой и стеариновой кислот было высоким на начальных этапах развития семян, а по мере развития постепенно снижалось до нормального уровня к 30-му дню после цветения. Содержание олеиновой кислоты на 6-й день после цветения составляло 45 % в семенах линолевого генотипа и 33 % в семенах высокоолеинового генотипа. В период с 6-го по 30-й ДПЦ содержание олеиновой кислоты в семенах нормального генотипа

постепенно увеличивалось к 20-му дню, а после снизилось до 54 %. Вместе с тем у высокоолеинового генотипа уже к 12-му дню содержание олеиновой кислоты составляло 72 %, к 20-му – 86 %, а к 30-му – 89 %. Содержание линолевой кислоты в семенах не мутантного генотипа постепенно увеличивалось к 30-му ДПЦ, а в семенах ВО фенотипа составляло 41 % на 7-й ДПЦ, а на 30-й ДПЦ снижалось до 0,5 %.

Zlatanov et al. (2009) изучали состав масла семян высокоолеинового сорта в течение периода с 15-го до 90-го ДПЦ. На 15-й ДПЦ олеиновая кислота была основным компонентом. Были обнаружены значительные количества линоленовой кислоты. Насыщенные пальмитиновая (16:0) и стеариновая (18:0) жирные кислоты были обнаружены в количестве около 10 % каждая. С увеличением времени развития количество олеиновой кислоты продолжало постепенно увеличиваться (с 52 до 85 %). Содержание линолевой кислоты, оставаясь в целом низким, существенно увеличилось (с 1 до 6 %), а количество 16:0 и 18:0 ЖК снизилось до 3–4 %. После 30-го дня развития семян количество 20:0 было ниже 1 %. Количество линоленовой кислоты существенно снизилось (с 22 % на 15-й день до едва обнаруживаемых следов на 90-й), а пальмитолеиновая кислота практически отсутствовала на 90-й день.

Zhou et al. (2022) изучали особенности биосинтеза жирных кислот высокоолеиновой и линолевой линий. При развитии семян НО-линии содержание олеиновой кислоты значительно увеличилось с 26,2 % в 7-дневных семенах до 65,8 % в 20-дневных, а затем немного изменялось с 20-го по 37-й дня после цветения и достигало наивысшего уровня 68,6–71,8 % к 37-му ДПЦ. В развивающихся семенах ЛО-линии содержание олеиновой кислоты также резко возросло с 7,6 % в 7-дневных семенах до 27,5% в 20-дневных семенах, достигнув наивысшего уровня на 22-й ДПЦ (28,4 %), затем немного снизилось с 22-го до 27-го ДПЦ и затем оставалось относительно стабильным до 37-го ДПЦ (23,7 %). На основании вышеупомянутых тенденций изменения олеиновой кислоты для обоих сортов, 17-й ДПЦ был определен как временная точка быстрого накопления олеиновой кислоты в

семенах подсолнечника, в то время как 27-й ДПЦ был обнаружен как относительно стабильный период по содержанию олеиновой кислоты.

Значение олеиновой кислоты в семенах сначала увеличивалось, а затем уменьшалось, достигая максимума в 30 % на 20-й ДПЦ. Значение линолевой кислоты показало S-образную тенденцию, при этом минимальное значение наблюдалось на 20-й ДПЦ. Таким образом, ключевым моментом в синтезе основных жирных кислот подсолнечника (олеиновой кислоты и линолевой кислоты) является 20-й ДПЦ (Guo et al., 2024).

Семена мутантов подсолнечника CAS-5 и CAS-12 с высоким содержанием C16:0 на ранних стадиях развития показали высокий уровень данной жирной кислоты. Содержание C18:0 в мутантах CAS-3, CAS-4 и CAS-8 с высоким содержанием этой кислоты увеличивалось с низких или средних начальных значений до достижения максимального уровня через 16 ДПЦ (Martínez-Force et al., 1998).

1.3.4 Биохимическая характеристика мутаций жирнокислотного состава подсолнечника

Биохимическая характеристика мутантов CAS-5 и CAS-12 показала, что подобный фенотип возникает в результате совместного влияния более низкой активности KAS II (β -кето-ацил-АПБ синтетазы) и повышенной активности тиоэстеразы на пальмитоил-АПБ. Как следствие, в составе мутантных линий появляются три новые жирные кислоты: пальмитолеиновая (16:1 Δ^9), асклепиковая (18:1 Δ^{11}) и пальмитлинолевая (16:2 $\Delta^9 \Delta^{12}$) (Garces et al., 2000).

Биохимическая характеристика мутантов подсолнечника с высоким содержанием C18:0, включая CAS-3, показала, что в этих мутантных фенотипах задействованы две ферментативные активности: стеароил-АПБ десатураза и ацил-АПБ тиоэстераза. Высокостеариновый фенотип обусловлен комбинированным эффектом сниженной активности стеароил-АПБ-

десатуразы и ацил-АПБ-тиоэстеразы с более высокой активностью на стеароил-АПБ (Cantisán et al., 2000).

Pleite et al. (2006) провели исследование синтеза запасных липидов в развивающихся семенах подсолнечника, используя радиоактивный ацетат в сочетании с метилвиологеном в качестве ингибитора стеароил-АПБ-десатуразы. Авторы разработали коэффициент насыщения, который количественно определяет активность стеароил-АПБ-тиоэстеразы среди линий подсолнечника на основе их способности синтезировать насыщенные жирные кислоты в условиях, когда конкурирующая стеароил-АПБ-десатураза ингибируется метилвиологеном. На основе этого коэффициента отобрали линии ВК-72 и ВК-73 с высоким содержанием олеиновой кислоты, которые при скрещивании с линией CAS-3 с высоким содержанием стеариновой кислоты давали потомство с более высоким содержанием стеариновой кислоты (21 %) на высокоолеиновом фоне (62 %).

Salas et al. (2008) показали, что мутантный фенотип CAS-14 был связан со снижением активности стеароил-АПБ-десатуразы (SAD).

1.3.5 Градиент содержания жирных кислот в семенах подсолнечника

Downey and Harvey (1963) разработали метод определения жирнокислотного состава масла в части отдельного семени с сохранением жизнеспособности зародыша.

Пространственная продольная разница жирнокислотного состава между зародышем и семядолями семени подсолнечника впервые была описана для высокоолеинового и нормального гомозиготных генотипов. Содержание олеиновой кислоты изменялось с 87,5 до 91,3 % в геммуле и семядолях высокоолеинового генотипа соответственно, и с 44,4 до 56,9 % для семян нормальной инбредной линии. Обратная закономерность выявлена по содержанию линолевой кислоты, снижение от геммулы к семядолям составило 3,9 % в семенах НО генотипа и 11,6 % в семенах обычного генотипа. Для

пальмитиновой и стеариновой жирных кислот разность была меньше. В семенах нормальной линии и НО линии наиболее высокое содержание С16:0 отмечено в зародыше семени. Наибольшее содержание стеариновой кислоты также обнаружено в зародыше, а наименьшее в дистальном конце семени, при разности 0,7 и 2 % для нормальной и НО линий соответственно (Garcés et al., 1989).

Семена CAS-14 показывают увеличивающийся осевой градиент стеариновой кислоты от зародыша к дистальному концу семени. Так, в зародыше содержание С18:0 составляло 9,7 %, а в дистальной части семядолей – 34,6 %. Содержание пальмитиновой кислоты увеличивалось вдоль семени (достоверная разница – 2,5 % от зародыша до дистального конца семядолей). В этом же исследовании разность по содержанию С18:0 в целой семянке и половине составила 0,4 % для нормальной линии CAS-6 и 0,1 % для мутантной высокостеариновой линии CAS-3 (Fernández-Moya et al., 2003; Fernández-Moya et al., 2006).

Гетерогенность по содержанию олеиновой кислоты гетерозиготных семян F_1 была впервые описана в скрещиваниях высокоолеинового мутанта с нормальными инбредными линиями НА89 и ВК678. Около 35 % отдельных семян F_1 были мозаичными («высокоолеиновая геммула – нормальная семядоля»). При этом целые семена показывали содержание олеиновой кислоты от 45 до 65 % (Demurin and Škorić, 1996).

Во ВНИИМК провели исследования осевого градиента в семенах гомозиготных линий и гетерозиготных потомств F_1 . Семена восьми линий разделили на три части – зародыш, геммулу и семядоли. Различия в разных частях нормальных линий были недостоверными. В семенах повышеноолеиновой линии ВК678 от зародыша к дистальному концу семени содержание олеиновой кислоты увеличивалось на 12,8 %. Наибольший градиент 13 % отмечен в семенах среднеолеиновой линии ЛГ27. В семенах трех высокоолеиновых линий разница между различными частями семени была несущественной (Demurin et al., 2008; Демурин и др., 2014). При

скрещивании высокоолеиновых с нормальными линиями, несущими супрессор мутации *Ol*, было установлено распределение семян на два фенотипических класса – мутантные и с промежуточным содержанием С18:1. В мутантных высокоолеиновых семенах разницы между различными частями семени не было. А в семенах промежуточного класса обнаружили обратно направленный градиент по содержанию олеиновой кислоты. В зародыше в среднем было 60,1 % С18:1, в геммуле – 70,5 % С18:1, а в семядолях – 58,9 % С18:1. Такой продольный градиент семян был назван эпигенетическим гетерозиготным снижением содержания олеиновой кислоты (Demurin et al., 2008).

Konstantinov et al. (1974) установлена разнокачественность семян в разных зонах корзинки. Так при продвижении от края к центру корзинки в семенах сорта ВНИИМК 8931 установлено увеличение масличности с 36,8 до 39,5 %.

1.4 Генетика и селекция подсолнечника на качество масла

1.4.1 Генетический контроль содержания насыщенных жирных кислот в масле семян подсолнечника

Мутации, контролирующие содержание насыщенных жирных кислот в масле, индуцированы с использованием мутагенеза.

В 1973 г. впервые после обработки гамма-излучением сухих семян подсолнечника сорта Заря была получена линия НР275 с высоким содержанием С16:0 до 28,7 % и С16:1 до 7,1 % (Ivanov et al., 1988).

В 1994 г. сообщили о получении нового мутанта CAS-5, индуцированного также в результате обработки гамма-лучами. В поколении М₄ семена данной линии содержали 16:0 (27,6–33,6 %) и 16:1 (7,5 %). После химического мутагенеза (EMS) был получен мутант Р-20 с содержанием С16:0 14,7–21,0 % в поколении М₃ (Mancha et al., 1994; Osorio et al., 1995).

В 1997 г. был отобран новый мутант подсолнечника CAS-12 после рентгеновского облучения сухих семян инбредной линии BSD-2-423. В семенах данной линии накапливалось до 30,7 % C16:0, 7 % C16:1 и 56 % C18:1 (Fernández-Martínez et al., 1997).

Salas et al. (2004) с помощью химического мутагенеза получили линию CAS-37 с содержанием C16:0 29,5 %. Отличительной особенностью данной линии было очень высокое содержание кислот, не характерных для обычного подсолнечника: пальмитолеиновой – 12,3 %, пальмитинолевой – 4,6 % и асклепиковой – 5,4 %.

Velasco et al. (2008) в результате обработки семян сорта Передовик мутагеном (EMS) создали новый мутант NP-40 с высоким содержанием пальмитиновой кислоты.

В 2005 г. во ВНИИМК была создана линия ЛГ30 с высоким содержанием пальмитиновой (24,1 %) и пальмитолеиновой (3,7 %) жирных кислот (Ефименко и др., 2005).

Pérez-Vich et al. (1999a) в результате гибридологического анализа установили, что высокое содержание пальмитиновой кислоты мутантной линии CAS-5 в скрещиваниях с нормальной линией НА-89 контролируется рецессивными аллелями в трех локусах (P1, P2 и P3), каждый из которых имеет по два аллеля, демонстрирующих частичное доминирование низкого содержания C16:0. Генотипы с высоким содержанием C16:0 были гомозиготными по рецессивному аллелю *p1* и, по крайней мере, по одному из двух других рецессивных аллелей, *p2* или *p3*, при этом данные гены-модификаторы не проявляли фенотипической экспрессии при отсутствии гена *p1* (Pérez-Vich et al., 2000a). Также было обнаружено, что генетический контроль признака высокого содержания пальмитиновой кислоты линии CAS-12 аналогичен CAS-5 (Pérez-Vich et al., 2002a).

Высокое содержание стеариновой кислоты было впервые зафиксировано после химического мутагенеза в мутантах CAS-8 (>10 %), CAS-4 (>13 %), S-30 (10,0–30,4 %) и CAS-3 (>25 %) (Mancha et al., 1994; Osorio

et al., 1995). В 2002 г. с помощью мутагенеза был выделен мутант CAS-14 с очень высоким содержанием стеариновой кислоты – более 35 % (Fernández-Moya et al., 2002). Путем скрещивания CAS-3 и линии со стандартным содержанием жирных кислот были выведены линии со средним содержанием стеариновой кислоты CAS-19 (16,8 %) и CAS-20 (8,3 %) (Pérez-Vich et al., 2004). Все перечисленные генотипы относились к так называемому линолевому типу с содержанием олеиновой кислоты не более 36 %. В результате скрещивания линий с высоким содержанием стеариновой кислоты между собой, а также со стандартными и высокоолеиновыми линиями были выведены линии CAS-29 и CAS-30 (до 34,5 % стеариновой кислоты на линолевом фоне), а также CAS-15 и CAS-33 (24,9 % и 17,4 % C18:0 на олеиновом фоне, соответственно) (Fernández-Moya et al., 2005).

Pérez-Vich et al. (1999b) изучили тип наследования признака высокого содержания C18:0 у мутантной линии CAS-3. В результате было установлено, что данный признак контролируется двумя рецессивными аллелями в двух локусах *Es1* и *Es2*. Эффект локуса *Es1* на изучаемый признак выше, чем у локуса *Es2*. При этом оба локуса имеют аддитивный эффект на экспрессию признака содержания стеариновой кислоты. Низкое содержание стеариновой кислоты показывает неполное доминирование.

Pérez-Vich et al. (2002b) установили, что гены, контролирующие низкий уровень C18:0, частично доминируют над среднестеариновостью линии CAS-4, которая, в свою очередь, частично доминирует над высоким содержанием стеариновой кислоты в линии CAS-3. Pérez-Vich et al. (2004a) изучили генетический контроль генов *es1* и *es2* отдельно в линиях CAS-19 (*es1es1Es2Es2*) и CAS-20 (*Es1Es1es2es2*). При скрещивании данных линий между собой в F₁ наблюдалось сниженное содержание стеариновой кислоты, а в F₂ установлена изменчивость в отдельных семенах от 3,5 до 22,7 %, а расщепление соответствовало соотношению 15:1, что говорит о дигенном генетическом контроле в двух независимых локусах.

В результате гибридологического анализа был выявлен еще один рецессивный ген *es3*, контролирующий очень высокое содержание стеариновой кислоты (> 35 %) у линии CAS-14. При скрещивании мутантных линий CAS-3 и CAS-14 не было обнаружено аддитивного действия генов *es1* и *es3*, приводящего к увеличению содержания стеариновой кислоты относительно уровня родительских линий, как в случае для генов *es1* и *es2*. Авторы также обнаружили, что ген *es1* не только не увеличивает содержание стеариновой кислоты, но и препятствует достижению максимального потенциала накопления стеариновой кислоты, обеспечиваемого геном *es3* (Pérez-Vich et al., 2005; Pérez-Vich et al., 2006).

Изучение популяций BC₁, F₂ и F₃ от скрещивания линий подсолнечника CAS-3 (с аллелями *es1* и *es2*) и HAOL-9 (с аллелем *Ol*) показало существование генетической связи между аллелями *Es2* и *Ol*. Между этими двумя аллелями не было обнаружено рекомбинации, что привело к отсутствию фенотипов с высоким содержанием C18:0 (>20 %) и C18:1 (>50 %) (Pérez-Vich et al., 2000с; Pérez-Vich et al., 2000е). Однако, в дальнейших исследованиях в результате скрещивания линий CAS-3 и высокоолеиновой RHA345 получили высокостеариновые линии на олеиновом фоне CAS-15 (24,9 % C18:0 и 57,8 % C18:1) и CAS-33 (17,4 % C18:0 и 64,1 % C18:1). В результате скрещивания линий с высоким содержанием стеариновой кислоты между собой были выведены линии CAS-29 и CAS-30 (до 34,5 и 30 % C18:0 соответственно на линолевом фоне) (Fernández-Moya et al., 2005).

Также в результате скрещивания линии CAS-3 установили независимое наследование признаков высокостеариновости и высокой масличности, что позволяет вести отбор генотипов, сочетающих данные признаки (Velasco et al., 2007).

Испанские ученые изучали также возможность объединения мутаций высокопальмитиновости CAS-5 и высокостеариновости линии CAS-3. В результате проведенного гибридологического анализа авторы установили, что локусы, контролирующие признак высокого содержания C16:0, оказывают

эпистатическое влияние на локусы, ответственные за признак высокого содержания C18:0. В результате фенотипическая комбинация, содержащая как высокий уровень C16:0, как у линии CAS-5, так и высокий уровень C18:0, как у линии CAS-3, была невозможна. Однако в поколении F₃ были выявлены фенотипы с содержанием насыщенных жирных кислот 44 % (34,5 % C16:0 + 9,5 % C18:0) (Pérez-Vich et al., 2000a; Pérez-Vich et al., 2000b).

В результате скрещивания мутантных линий CAS-5 и CAS-3 были получены линии CAS-18 (33,2 % пальмитиновой и 11,1 % – стеариновой кислот на линолевом фоне) и CAS-31 (8,8 % – пальмитиновой и 31,9 % – стеариновой кислоты на линолевом фоне). Линия CAS-25, отобранная из потомства от скрещивания линий CAS-3 и CAS-12, содержала до 30,1 % C16:0, 6,8 % C18:0, 45,8 % C18:1. Несмотря на высокое содержание пальмитиновой кислоты, уровень пальмитолеиновой кислоты в семенах снизился до 1,4 и 2,1 % соответственно, что существенно ниже, чем у высокопальмитиновых родительских линий. Авторы объяснили этот факт тем, что данные линии унаследовали сниженную активность SAD, что снижает уровень C16:1 (Serrano-Vega et al., 2005).

Miller и Vick (1999) обрабатывали семена четырех инбредных линий двумя мутагенами – N-нитрозо-N-метилмочевинной (NMU) и этилметансульфонатом (EMS). В поколении M₅ в результате скрининга 6800 семян обнаружили пять линий со сниженным содержанием пальмитиновой кислоты, семь линий с низким содержанием стеариновой кислоты HA 821 LS-1 (4 %) и RHA-274-LS-2 (2 %), в двух линиях содержание олеиновой кислоты превышало 80 %, а одна линия была отнесена к среднеолеиновому генотипу (52 %), одна линия имела повышенный уровень пальмитиновой кислоты (13 %). В данном исследовании установили, что низкое содержание стеариновой кислоты находилось под контролем одного гена *fas₁* с межallelным взаимодействием по аддитивному типу. При этом присутствуют два гена-модификатора *fas₂* и *fas₃* в генотипе мутантной линии RHA-274-LS-2.

В результате скрининга 884 образцов подсолнечника по жирнокислотному составу выявлено, что сорт PI 250542 из Египта обладал пониженным содержанием насыщенных жирных кислот. В результате самоопыления растений данного сорта и постоянного отбора по жирнокислотному составу были получены линии RS1 и RS2 с пониженным содержанием насыщенных жирных кислот – 7,6–7,7 %. Данные линии были скрещены с линией с нормальным содержанием насыщенных жирных кислот. В поколении F_1 пониженное содержание предельных жирных кислот носило частично доминантный характер (Vick et al., 2002, 2003, 2004). В 2006 г. путем скрещивания линии RS1, HA89 и сорта Хавасупи была получена линия RS3, масло семян которой содержит примерно на 27 % меньше насыщенных жирных кислот, чем современные гибриды подсолнечника (Vick et al., 2007).

Таким образом, в настоящее время существует определенный задел в изучении признаков содержания пальмитиновой и стеариновой жирных кислот в масле семян подсолнечника.

1.4.2 Генетический контроль содержания ненасыщенных жирных кислот

Впервые мутация высокого содержания олеиновой кислоты была индуцирована Солдатовым К.И. в 1976 г. во ВНИИМК. В результате обработки семян сорта ВНИИМК 8931 0,5-% раствором диметилсульфата (DMS) было получено мутантное растение в поколении M_3 с содержанием олеиновой кислоты около 50 %. Из семян данного растения в результате самоопыления и отбора был выведен сорт Первенец, в масле которого содержалось около 75 % олеиновой кислоты (Солдатов и др., 1976). В отдельных семенах сорта Первенец вариация по содержанию C18:1 составила от 60 до 80 % (Miller et al., 1987).

Сообщалось также о других мутантных линиях с содержанием олеиновой кислоты 80 % из Болгарии (Ivanov and Ivanov, 1992) и мутантной

линии G18 с содержанием олеиновой кислоты от 55 до 90 %, полученной в результате обработки жесткими X-лучами (Andrich et al., 1992).

Первые исследования сорта Первенец показали, что признак высокого содержания C18:1 имеет многогенный доминантный генетический контроль без материнского эффекта (Urie, 1984). По Fick (1984) данный признак находится под контролем одного частично доминантного гена *Ol* с материнским эффектом. Urie (1985), выполнив более глубокие исследования, установил, что признак высокого содержания олеиновой кислоты имеет более сложный тип наследования, и установил присутствие гена-модификатора и одного доминантного гена. Miller et al. (1987) сообщили о модификаторе *Ml*, который влияет на *Ol*. При гомозиготном состоянии модификатора *ml* в генотипе с доминантным геном *Ol* будет фенотипически наблюдаться высокое содержание олеиновой кислоты более 82 %. При наличии хотя бы одного доминантного аллеля каждого из генов *Ol* и *Ml* содержание олеиновой кислоты будет средним 48–72 %, а генотип *ololMl*- будет относиться к низкоолеиновому фенотипическому классу (Miller et al., 1987).

Fernandez-Martinez et al. (1989), проведя гибридологический анализ признака высокоолеиновости в поколениях F_1 , F_2 и BC_1 , выявили, что изучаемый признак контролировали три доминантных гена *Ol₁*, *Ol₂* и *Ol₃* по типу комплементарного взаимодействия. Причем генотип *Ol₁-Ol₂-ol₃ol₃* показывал промежуточное содержание олеиновой кислоты, а генотип с рецессивной гомозиготой одного из аллелей *ol₁* и *ol₂* или их двойной рецессивной гомозиготой содержал низкое количество олеиновой кислоты.

Velasco et al. (2000) выдвинули гипотезу о существовании пяти комплементарных генов, контролирующих содержание олеиновой кислоты, обозначенных *Ol₁*, *Ol₂*, *Ol₃*, *Ol₄* и *Ol₅*, на основе эксперимента в условиях климатической камеры. В реципрокных скрещиваниях между обычной линией HA89 и высокоолеиновой HAOL9 в семенах F_1 наблюдали расщепление по содержанию C18:1. Авторы предположили, что генотип *Ol₁ol₁ol₂ol₂* может

иметь различное содержание олеиновой кислоты от низкого до высокого в зависимости от наличия генов *Ol*₃, *Ol*₄ и *Ol*₅.

Демурин (1999) в результате всестороннего гибридологического анализа признака высокоолеиновости в семенах подсолнечника установил, что данный признак контролируется одним доминантным геном *Ol*. Но его пенетрантность в гетерозиготном состоянии может проявляться в диапазоне от 0 до 100 % в различных генотипических средах, при среднем значении этого показателя 87 %. Неполная пенетрантность была обусловлена генотипическим фактором реверсии к дикому типу (Demurin et al., 1996).

Demurin et al. (2000) также установили явление множественного аллелизма. В гомозиготном состоянии доминантный аллель *Ol*, рецессивный *ol'* и рецессивный *ol* показывают соответственно высокоолеиновые, повышеноолеиновые и низкоолеиновые фенотипы. Было обнаружено, что в отдельных семенах F₁ неполное проявление гена *Ol* в гетерозиготном состоянии может наблюдаться при наличии супрессора (Demurin et al., 2004; Демурин и др., 2004; Demurin, 2014). Так, в генотипе низкоолеиновой линии RIL100 имеется мутация *Ol* в гипостатическом состоянии. Однако не все высокоолеиновые линии одинаково подвержены влиянию супрессора. Установлено, что линия ЛГ26 обладает устойчивостью к действию супрессора, и в поколении F₁ от скрещивания данной линии с линией RIL100 наблюдается полное доминирование мутации *Ol* (Демурин и др., 2009).

Varčs et al. (2000; 2002) обнаружили, что линолевая линия 83HR4 несет супрессорный аллель, отменяющий эффект мутации, полученной в сорте Первенец. В реципрокных скрещиваниях с высокоолеиновыми линиями эта линия имела сильный материнский отрицательный эффект по содержанию олеиновой кислоты.

В генетической коллекции ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК содержится уникальная инбредная линия ЛГ27 с содержанием олеиновой кислоты около 60-65 %. В результате проведения гибридологического анализа было установлено, что при скрещивании среднеолеиновой ЛГ27 с линолевой линией наблюдается

промежуточное наследование, а при скрещивании с высокоолеиновой линией – сверхдоминирование. В F_1 от реципрокных скрещиваний установлена достоверная разность по содержанию олеиновой кислоты, что показывает наличие материнского эффекта у линии ЛГ27 (Демури́н и др., 2016; Чебанова, 2018). В поколении F_2 от реципрокных скрещиваний различий в характере расщепления не наблюдалось, что говорит об отсутствии материнского наследования признака среднеолеиновости линии ЛГ27. В F_2 от скрещивания ЛГ27 с линолевой линией RHA416 установлен аддитивный характер наследования признака среднеолеиновости. В поколении F_2 от скрещивания ЛГ27 и высокоолеиновой линии ЛГ26 наблюдали расщепление на два дискретных фенотипических класса – высокоолеиновый и среднеолеиновый – в соотношении 3:1. Установлена положительная трансгрессия с появлением семян с высоким содержанием олеиновой кислоты (от 90 до 95 %) вследствие рекомбинации генов высокоолеиновости и среднеолеиновости в F_2 (Демури́н и др., 2018).

На основе скрещиваний с линией ЛГ27 во ВНИИМК были отобраны и описаны линии со средним содержанием олеиновой кислоты, не несущие мутацию *Ol* (Демури́н и др., 2020).

В США были зарегистрированы три среднеолеиновые (mid-oleic) линии подсолнечника HA421, HA422 и HA424 с содержанием C18:1 63–67 % (Miller, Vick, 2002). Позже во ВНИИМК была установлена генотипическая разнородность по содержанию олеиновой кислоты в семенах линий HA421, HA422 и HA424. Фенотипический средний уровень C18:1 этих линий обусловлен одновременным наличием гомозиготных высокоолеиновых генотипов и гетерозиготных расщепляющихся инбредных потомств (Чебанова, Борисенко, 2017).

В работе сербских ученых объектом исследования были восемь дивергентных инбредных линий подсолнечника и 15 гибридов F_1 , которые были проанализированы по типу наследования содержания олеиновой и линолевой кислот. Были обнаружены доминирование, частичное доминирование, промежуточное наследование и гетерозис (Joksimović et al., 2014).

Ferfuiá et al. (2015), исследуя реципрокные расщепления и возвратные скрещивания, обнаружили наличие материнского эффекта в наследовании высокого содержания олеиновой кислоты, обусловленного влиянием цитоплазмы.

В 2013 г. с использованием рентгеновских лучей была индуцирована новая мутация высокоолеиновости, более термостабильная по сравнению с мутацией из сорта Первенец. Линия NM1 содержала в среднем до 92,5 % олеиновой кислоты (León et al., 2013; Alberio et al., 2015).

В результате обработки высокоолеиновой линии L31 химическим мутагеном EMS были получены мутантные линии ML31-11 и ML31-12 с низкой концентрацией олеиновой кислоты (Cvejić et al., 2016).

Изучению наследования высокого содержания линолевой кислоты посвящено несколько исследований. Hristova и Georgieva-Todorova (1975) определили, что признак высокого содержания линолевой кислоты был доминантным в некоторых скрещиваниях, в то время как в других проявлялось промежуточное наследование или рецессивность. Simpson et al. (1989) сообщили о частично рецессивном характере наследования с материнским влиянием. Joksimović et al. (2006) и Tan (2010) установили, что в наследовании содержания линолевой кислоты важнее неаддитивное действие генов, т. е. доминирование и эпистаз. В США выведены и зарегистрированы четыре линии: HA413, HA414, HA415 и HA416 с содержанием – C18:2 до 76–78 % (Miller et al., 2001).

1.4.3 Молекулярно-генетические исследования состава жирных кислот

В геноме подсолнечника есть три гена *FAD*: *FAD2-1*, *FAD2-2*, *FAD2-3* (Hongtrakul et al., 1998, Martínez-Rivas et al., 2001). Из них наиболее сильным эффектом обладает *FAD2-1* (Martínez-Rivas et al., 2001).

Сообщалось, что высокоолеиновость сорта Первенец на молекулярном уровне была обусловлена частичной дупликацией аллеля *FAD2-1* (Lacombe et al., 2002, Schuppert et al., 2006). Фермент FAD катализирует синтез C18:2 из C18:1, а за счет мутационного подавления его активности данное преобразование не происходит. Аллель *FAD2-1* содержится в генотипе как стандартных по составу жирных кислот, так и у высокоолеиновых образцов. Однако в высокоолеиновом генотипе имеется tandemный повтор промоторной области *FAD2-1* (Schuppert et al., 2006). Аллель *FAD2-1* тесно связан с геном *Ol* (Hongtrakul et al., 1998).

Разработаны различные маркеры для картирования и обнаружения мутации *Ol* в геноме подсолнечника. Лocus *Ol1-FAD2-1* картирован в LG14 (Lacombe, Bervillé, 2001, Pérez-Vich et al., 2002, Schuppert et al., 2006). Premnath et al. (2016) идентифицировали два дополнительных QTL для C18:1 в LG8 и LG9, детерминирующих до 10 % фенотипической дисперсии.

Dehmer, Friedt (1998) описали два маркера, F15-690 и AC10-765, связанных с геном *Ol₁*. Позднее Pérez-Vich et al. (2002) сообщили о QTL, описывающем 84,5 % вариации содержания C18:1. Schuppert et al. (2006) разработали доминантные INDEL-маркеры для обнаружения мутации *Ol*.

Lacombe et al. (2009) обнаружили кодоминантный SSR-маркер мутации *Ol*. Два маркера – HO_Fsp_b для QTL на LG14 (Schuppert et al., 2006) и ORS762 для QTL на LG8 – объяснили около 60 % фенотипической вариации содержания C18:1. Dimitrijevic et al. (2017) сообщили о маркере F4-R1, созданном Schuppert et al. (2006), как о наиболее эффективном для использования в селекции на высокоолеиновость.

Uslu et al. (2022) попытались перенести ген *FAD2-1* в линолевую форму с использованием системы CRISPR/Cas9, однако попытка не дала положительных результатов, работы в данном направлении будут продолжены.

Gubaev et al. (2023) впервые описали маркеры для высокого содержания олеиновой кислоты на 7-й хромосоме и идентифицировали возможную

транслокацию на основе сцепления между генетическими маркерами из 7-й и 14-й хромосом.

Rozhon et al. (2023) выявили мутантные линии с содержанием олеиновой кислоты до 90 % после обработки семян линии RHA857 источником гамма-излучения. В результате установили, что мутации вызваны делецией в локусе FAD2-1.

В изучении признака высокостеариновости были идентифицированы два основных QTL в LG 1 и 14, один из которых контролирует высокое содержание C18:0, а другой – высокое содержание C18:1 соответственно. Расположение QTL близко соответствует позициям на карте для гена, контролирующего $\Delta 9$ -десатуразу и $\Delta 12$ -десатуразу, на этих группах сцепления (Pérez-Vich et al., 2000c). Молекулярно-генетическое изучение мутаций высокостеариновости показало, что локус *Es1* локализован в первой группе сцепления (LG1) (Pérez-Vich et al., 2002c), QTL-маркер гена *es1* назван *st1-SAD17A* (Pérez-Vich et al., 2004b). Выявить QTL локуса *Es2* не удалось из-за его слабого генетического эффекта. Также было установлено, что повышенное содержание стеариновой кислоты могут вызывать еще три минорных гена из разных групп сцепления LG3, 11 и 13 (Pérez-Vich et al., 2000d; Pérez-Vich et al., 2004). Локус *Es3* был локализован в восьмой группе (LG8) на генетической карте подсолнечника. При этом для *Es3* установлены SSR-маркеры ORS 243, ORS 536 с генетическим расстоянием 0,5 и 1,3 cM (Pérez-Vich et al., 2005).

Изучение молекулярно-генетических основ высокого содержания пальмитиновой кислоты C16:0 в линии CAS-5 показало, что локус β -кето-ацил-АПБ-синтазы II (KAS II) картирован в LG9. Локус KAS II объясняет до 98 % фенотипической изменчивости содержания пальмитиновой кислоты. Два незначительных QTL, влияющих на содержание пальмитиновой кислоты, также были обнаружены в LG9 и в LG17 (Pérez-Vich et al., 2016).

1.4.4 Фенотипическая изменчивость состава жирных кислот в масле семян подсолнечника

Состав жирных кислот в масле семян подсолнечника определяется рядом факторов, но основным является генотип растения. Однако многими авторами отмечена изменчивость содержания основных жирных кислот под влиянием различных условий выращивания подсолнечника.

Высокая температура в течение вегетационного периода приводит к снижению уровня ненасыщенности, содержания линолевой и линоленовой кислот и увеличению доли олеиновой кислоты в стандартных сортах подсолнечника (Canvin, 1965; Harris et al., 1978; Goyne et al., 1979; Trémolières et al., 1982; Champolivier and Merrien, 1996; Sobrino et al., 2003; Ahmed et al., 2007; Ungaro et al., 1997; Qadir et al., 2006; Roche et al., 2006; Grunvald et al., 2013; Onemli, 2012; Schulte et al., 2013).

Существуют разные мнения о том, какая именно температура в большей степени определяет состав жирных кислот. Колебания концентрации олеиновой кислоты в полевых условиях лучше всего объясняются максимальной (Seller, 1983), минимальной (Harris et al., 1978) или среднесуточной температурой (Nagao and Yamazaki, 1983). Рочестер и Сильвер (1983) наблюдали, что низкие ночные температуры снижают концентрацию олеиновой кислоты.

Izquierdo et al. (2002; 2006), используя результаты экспериментов в полевых условиях и в камерах выращивания, пришли к выводу, что наилучшей температурой для определения концентрации олеиновой кислоты является ночная, а не дневная минимальная температура. Также авторы показали, что повышение температуры приводит к снижению концентрации насыщенных жирных кислот (Izquierdo et al., 2008).

Lajara et al. (1990) сообщили, что содержание пальмитиновой кислоты остается практически постоянным или, по крайней мере, не имеет существенного отношения к району произрастания. В исследовании Turhan et

al. (2010) установили, что жирнокислотный состав гибрида подсолнечника Санбро существенно различается в разных районах Турции. Наиболее высокое содержание линолевой кислоты было обнаружено в зоне с наиболее низкой средней температурой, а содержание олеиновой кислоты в данной локации оказалось наименьшим.

Fernández-Martínez et al. (1986) установили, что соотношение олеиновой и линолевой кислот было более стабильным в разных условиях выращивания у мутантов с высоким содержанием олеиновой кислоты, чем у традиционных сортов подсолнечника, линий с высоким содержанием линолевой кислоты или некоторых диких видов. Lagraverie et al. (2000) подтвердили сильный эффект температуры на соотношение жирных кислот в семенах обычных гибридов, а для высокоолеиновых гибридов выявили незначительное влияние температурных условий на количество C18:1 в семенах.

В опыте по изучению жирнокислотного состава масла семян гибрида Aurasol установлено, что изменение расчетной средней минимальной температуры на 5 °C после цветения вызывает повышение содержания олеиновой кислоты с 83,1 % до 91,8 % (Merrien et al., 2005).

Regitano Neto et al. (2016) также установили, что содержание олеиновой и линолевой кислот при различных условиях выращивания было более стабильным в семенах высокоолеиновых гибридов (диапазон изменчивости олеиновой кислоты от 75,57 до 88,14 % при холодных и теплых условиях). Кроме того, в данном исследовании установлено, что общее содержание насыщенных жирных кислот как в стандартных, так и высокоолеиновых гибридах имело общую тенденцию к снижению в более теплых условиях.

Изучение влияния температур на содержание олеиновой кислоты у высокоолеиновых гибридов показало, что критический период влияния суммы температур на данный признак находится в интервале между 100 и 300 °C в дни после цветения (Echarte et al., 2013). Реакция содержания олеиновой кислоты на минимальную ночную температуру (MNT) описывается сигмоидной функцией (Izquierdo and Aguirrezábal, 2008; Angeloni et al., 2017).

Опыт выращивания подсолнечника в полузасушливом регионе Бразилии показал, что увеличение минимальной температуры при наливе семян примерно на 5 °C привело к увеличению на 22,6 % содержания олеиновой кислоты и снижению содержания линолевой кислоты на 21,9 %. Содержание насыщенных жирных кислот имело тенденцию к снижению с повышением минимальной температуры (Carvalho et al., 2018).

Piao (2014) изучая влияние условий года и различных сроков сева на признаки 16 разных генотипов подсолнечника со стандартным фенотипом, установил, что влияние сорта было основным фактором, повлиявшим на наблюдаемые различия в содержании масла и жирных кислот, за исключением стеариновой, на которую в основном повлияло соотношение генотип × год (36,2 %).

Grunvald et al. (2013) не обнаружили достоверного влияния условий года на содержание стеариновой и пальмитиновой кислот в семенах восьми гибридов подсолнечника при выращивании в разных штатах Бразилии.

Интервал изменчивости C18:1 у среднеолеиновой линии и среднеолеиновых гибридов подсолнечника составлял 25 % при различных температурных условиях, а у высокоолеиновых гибридов уровень содержания олеиновой кислоты изменялся в диапазоне 80–85 % (Triboï-Blondel et al., 2000).

Изучая влияние различных климатических факторов на жирнокислотный состав высокоолеиновых гибридов в Индии, Farooq et al. (2023) установили, что температура является ключевым фактором, влияющим на содержание олеиновой кислоты.

В Испании проводили изучение влияния температуры выращивания на соотношение жирных кислот в семенах мутантных линий CAS-3, CAS-4, CAS-5, CAS-8 и контрольной линии. При температуре 30/20 °C контрольная линия показала снижение соотношения линолевая/олеиновая (<1), что в три раза ниже, чем при низкой температуре 20/10 °C. Мутанты CAS-3 и CAS-8 имели аналогичную закономерность. В случае с CAS-5 это соотношение немного уменьшалось при повышении температуры выращивания, а линия CAS-4

показала противоположное поведение – соотношение линолевой и олеиновой кислот было ниже 1 при температуре 25/15 °C. Содержание стеариновой кислоты в семенах контрольной линии снижалось с 5,4 до 3,2 % при повышении температуры выращивания, а уровень пальмитиновой кислоты оставался постоянным. У мутантных линий CAS-4 и CAS-8 была описана отрицательная зависимость между температурой и содержанием стеариновой кислоты. При температуре 30/20° C эти мутанты содержат 11–12 % стеариновой кислоты, а при 20/10 °C – 18–20 % стеариновой кислоты (Martínez-Force et al., 1998).

Fernández-Moya et al. (2002) определяли жирнокислотный состав мутантной линии CAS-14 в контролируемых условиях среды при различных дневных и ночных температурах. При выращивании данной линии в прохладных условиях при температурных режимах 20/10 и 25/15 °C (дневная/ночная) содержание стеариновой кислоты было на уровне стандартной линии – около 6,7–7,8 %. При режиме 30/20 °C наблюдалась наибольшая изменчивость в отдельных семенах 5,2–33,4 %. Для хорошей экспрессии фенотипа мутантной линии CAS-14 требуются температуры выше 30/20 °C, при этом максимальное содержание стеариновой кислоты (25,8–43,0 %) достигается при 39/24 °C. Такая закономерность полностью противоположна установленной ранее для других высокостеариновых мутантных линий CAS-3, CAS-4, CAS-5 и CAS-8 в исследованиях (Martínez-Force et al., 1998). Линия CAS-14 является наиболее термозависимой, в отличие от других мутантных линий.

Vick et al. (2004) предположили, что изменения содержания пальмитиновой и стеариновой кислот между двумя вегетационными периодами в значительной степени зависели от условий окружающей среды. Так, для линии RS-1 установили, что более высокое общее содержание SFA в семенах было в более прохладных условиях созревания семян, а для линии RS-2 отмечается противоположная закономерность.

Jeliazkov et al. (2009) установили, что содержание пальмитиновой и стеариновой кислот и их суммарное содержание зависят от срока сева и нормы внесения удобрений. Более поздние сроки сева и повышенное внесение азотных удобрений достоверно увеличивали количество всех насыщенных жирных кислот в семенах.

Внесение цинка при выращивании растений способствовало увеличению содержания пальмитиновой и линолевой кислот, а также соответствующему снижению доли олеиновой кислоты. Содержание стеариновой кислоты слабо изменялось от источника цинка и его дозирования (Khathoon, Sameena et al., 2021).

Ferfuia et al. (2015) изучали влияние суммы накопленных температур (GDD) на соотношение жирных кислот в семенах двух высокоолеиновых линий и их гибрида. На основании ANOVA было установлено, что на содержание пальмитиновой кислоты наиболее значимое влияние оказывает GDD в течение 25 дней после цветения (G25). Содержание олеиновой и линолевой кислот обусловлено преимущественно генотипом, однако существенный вклад в изменчивость вносит фактор взаимодействия генотип $\times$ G25 для олеиновой кислоты, а для линолевой кислоты – фактор накопленных температур (G25). При максимальном накоплении G25 содержание пальмитиновой и олеиновой кислот увеличивалось, а содержание линолевой кислоты снижалось. На изменчивость стеариновой кислоты данные факторы не оказывали существенного влияния.

Van der Merwe et al. (2015) провели оценку влияния теплового стресса, применяемого во время налива семян (24/36 °C (ночь/день) в течение 10 последовательных дней, начиная с 15-го дня после цветения), в результате чего выявили, что такое воздействие вызвало увеличение доли пальмитиновой, стеариновой и олеиновой кислот и уменьшение линолевой кислоты.

Piva et al. (2000) установили, что недостаток влаги во время налива семян связан с увеличением содержания пальмитиновой и стеариновой кислот, а

повышение температуры оказывает значительное влияние на баланс олеиновой и линолевой кислот.

Влагообеспеченность влияла на содержание пальмитиновой и стеариновой кислот у высокоолеинового генотипа, однако в семенах стандартного генотипа наблюдалось снижение доли пальмитиновой кислоты и увеличение уровня стеариновой кислоты при высокой влагообеспеченности. Также обнаружили увеличение содержания C18:1 и одновременное уменьшение содержания C18:2 по мере увеличения влагообеспеченности (Anastasi et al., 2010).

Согласно результатам исследования Ghaffari and Shariati (2023), содержание олеиновой и стеариновой кислот снизилось, в то время как содержание линолевой и пальмитиновой кислот увеличилось в условиях ограниченного увлажнения.

Водный стресс привел к увеличению содержания олеиновой кислоты у высокоолеиновых гибридов подсолнечника, а также к снижению ее содержания в стандартных гибридах (на 15 %). Водный стресс, вызывающий ускоренное и более раннее развитие эмбриона и накопление липидов, следовательно, определяет меньшую продолжительность всех ферментативных активностей, включая активность $\Delta 12$ -десатуразы, и это может отразиться на конечном жирнокислотном составе (Baldini et al., 2000; Baldini et al., 2002).

Petcu и др. (2001) установили, что засуха оказала значительное негативное влияние на концентрацию олеиновой кислоты (снижение на 14 %) у всех изученных гибридов подсолнечника. Однако в исследовании Talha et al. (2007) были получены противоположные данные: водный стресс положительно коррелировал с содержанием олеиновой кислоты.

Ali et al. (2009) сообщили, что соотношение жирных кислот в семенах подсолнечника у различных образцов по-разному изменяется при нехватке воды. Увеличение концентрации стеариновой кислоты обнаружили при

нехватке воды в вегетативную стадию или стадию налива семян, для содержания пальмитиновой кислоты подобного влияния не наблюдали.

По данным Flagella et al. (2000, 2002), при орошении наблюдалось снижение содержания олеиновой и стеариновой кислот и увеличение содержания линолевой и пальмитиновой кислот. При раннем посеве содержание олеиновой и пальмитиновой кислот уменьшалось, а линолевой и стеариновой – увеличивалось. Увеличение уровня засоленности вызывало увеличение доли олеиновой кислоты с 82,8 % в контроле до 86,8 % при обработке с самой высокой соленостью. Для линолевой кислоты наблюдалось прогрессивное снижение с 6,9 до 2,8 % с увеличением уровня солености (Flagella et al., 2004).

Воздействие солей и натрия, вызванное поливной водой, снижало урожайность семян и масла, но при этом способствовало постепенному увеличению содержания олеиновой кислоты и незначительному снижению содержания линолевой, пальмитиновой и стеариновой кислот (Cucci et al., 2011).

Van Der Merwe et al. (2013) установили, что высокоолеиновый генотип был стабильным по содержанию C18:1 в разных условиях. Нестабильность большинства обычных и среднеолеиновых генотипов в разных средах может быть следствием наличия генов-модификаторов в их генотипе и различий в местоположении выращивания и датах посева, которые в свою очередь привели к изменению температуры в период созревания, а также количества осадков в течение всего вегетационного периода.

Alberio et al. (2015) сообщили о получении нового высокоолеинового мутанта подсолнечника. В отличие от традиционного подсолнечника и высокоолеиновых генотипов с мутацией *Ol*, данный мутант не проявляет линейного положительного ответа на изменение ночных температур в период налива семени. Изменение температуры до 12 °C (от 11,8 до 23,2 °C) не повлияло на долю C18:1 в образце NM1 (>91,3 %).

На концентрацию олеиновой кислоты в масле подсолнечника влияют и другие факторы окружающей среды – продолжительность светового дня и интенсивность солнечного освещения (Seiler, 1983; Echarte et al., 2010).

Температура и солнечная радиация являются основными факторами окружающей среды, определяющими жирнокислотный состав масла. Перехваченная солнечная радиация на растение и средняя минимальная ночная температура в период налива семян независимо друг от друга влияют на процентное содержание олеиновой кислоты в традиционном подсолнечном масле. Процентное содержание насыщенных жирных кислот увеличивалось с уменьшением средней ночной температуры. Различия в общем количестве насыщенных жирных кислот при экстремальном облучении были незначительными, независимо от рассматриваемого местоположения (Echarte et al., 2010; Echarte et al., 2013).

Echarte et al. (2012) предложили модель влияния перехваченной солнечной радиации (ISR) на состав жирных кислот за счет изменений в доступности ассимилята для синтеза масла в семени. По мере увеличения поступления ассимилята процесс десатурации олеиновой кислоты становится интенсивнее.

Izquierdo et al. (2009) выявили, что доля олеиновой кислоты увеличивалась по мере увеличения количества перехваченной солнечной радиации (ISR) на одно растение. Наибольшая разница (13 %) наблюдалась у подсолнечника при сравнении образцов, выращенных при затенении и при прореживании. При этом доля насыщенных жирных кислот в семенах не изменялась в зависимости от объема перехваченной солнечной радиации.

Норма внесения азота до появления цветков влияла на состав жирных кислот в зрелых семенах. Процентное содержание пальмитиновой и линолевой кислот положительно реагировало на увеличение количества азота, тогда как доля стеариновой и олеиновой кислот показывала отрицательный результат. Единственной жирной кислотой, реагирующей на уровень поступления азота между закладкой цветков и цветением, была стеариновая

кислота. Высокие нормы внесения азота после цветения увеличивали содержание олеиновой кислоты и снижали уровень линолевой кислоты (Steer and Seiler, 1990).

Таким образом, жирнокислотный профиль семян подсолнечника обусловлен генотипом с различным проявлением признака в зависимости от факторов окружающей среды.

1.5 Твердые тропические растительные масла

Высокое содержание насыщенных жирных кислот придает тропическим маслам особую температуру плавления и реологические свойства, необходимые для производства твердых кондитерских жиров и структурированных липидов. Кондитерские и кулинарные жиры являются важнейшим компонентом кондитерских изделий на жировой основе, а также используются для производства многих полуфабрикатов, снеков и хлебобулочных изделий.

Все тропические масла можно классифицировать по количеству преобладающих насыщенных жирных кислот, которые они содержат: лауриновые, пальмитиновые и стеариновые (Salas et al., 2009).

Лауриновая группа масел. Лауриновые масла являются весьма востребованными материалами в oleохимической промышленности во всем мире, особенно в производстве мыла, моющих средств, косметических средств, маргарина и фармацевтических препаратов (Henrietta et al., 2022; Arias et al., 2023; Dijkstra, 2016).

Пальмоядровое и кокосовое масла являются наиболее используемыми из лауриновой группы масел. Характерной чертой этой группы является высокое содержание насыщенных кислот, лауриновой и миристиновой, и именно из этой особенности вытекает их основное применение. Благодаря своему триглицеридному составу оба масла имеют крутые кривые плавления и

плавятся при температуре ниже температуры тела. Их низкая степень ненасыщенности придает им высокую окислительную стабильность.

Пальмоядровое масло получают из семян африканской масличной пальмы (*Elaeis guineensis* Jacq.). Масличность ядер составляет 46–57 %. Пальмоядровое масло содержит до 51 % лауриновой кислоты и около 16 % миристиновой кислоты (таблица 1). При комнатной температуре оно имеет твердую и хрупкую консистенцию белого или желтоватого цвета (Young, 1983; Cornelius, 1977; Ibrahim, 2013).

Кокосовое масло получают из плодов кокосовой пальмы (*Cocos nucifera* L.). Профиль жирных кислот кокосового масла содержит до 90–95 % насыщенных жирных кислот, основные из которых: лауриновая (41–56 %), миристиновая (14–15 %), каприловая (3–15 %), пальмитиновая (8,5 %), каприновая кислота (3–15 %) и стеариновая кислоты (2–12%) (таблица 1). Ненасыщенные олеиновая и линолевая кислоты составляют менее 15 % (Azeez, 2007; Laureles et al., 2002; Young, 1983; Gervajio et al., 2020; Krishna et al., 2010; Appaiah et al., 2014; Ng et al., 2021). Жирнокислотный состав кокосового масла достаточно стабилен. Значительная разница наблюдалась только в значениях содержания лауриновой и миристиновой кислот в сортах (Adoyo et al., 2021).

Пальма бабассу (*Attalea martiana* Barb. Rodr., *A. Oleifera* Burret, или *A. speciosa* (Mart. ex Spreng.) Barb. Rodr.) произрастает в Бразилии, встречается на севере и северо-востоке страны, включая регион Амазонки, а также в Боливии, Гвиане и Суринаме (Dijkstra, 2016). Масличность плодов бабассу – 60–70 %. Основными компонентами масла бабассу являются насыщенные жирные кислоты (около 86 %), причем наиболее распространенными жирными кислотами являются лауриновая (40–44 %), миристиновая (14–15 %) и олеиновая (11–16 %) (таблица 1) (Jackson, Longenecker, 1944; Santos et al., 2022; Melo et al., 2019).

Таблица 1 – Жирнокислотный состав (%) и основные показатели масел лауриновой группы

Показатель	Пальмо- ядровое масло	Кокосовое масло	Бабассу	Масло косточек гуарироба	Масло косточек джерива	Масло косточек макубы
C8:0	2,4–6,2	3,4–15,0	1,0–1,4	5,3–10,3	3,7	3,7–5,2
C10:0	2,6–7,0	3,2–15,0	4,6–6,6	4,5–6,6	2,8	2,8–4,6
C12:0	41,0–55,0	41,0–56,0	40,0–44,0	41,6–48,3	32,6	32,6–44,1
C14:0	14,0–20,0	13,0–23,0	14,0–15,4	9,7–14,3	9,2	8,5–9,7
C16:0	6,5–11,0	4,2–12,0	8,5	5,1–7,2	8,3	6,6–8,3
C18:0	1,3–3,5	1,0–4,7	2,7	3,5–3,7	2,2	2,1–2,2
C18:1	10,0–23,0	3,4–12,0	16,1	8,0–23,8	36,3	25,8–36,3
C18:2	0,7–5,4	0,9–3,7	1,4	1,6–3,6	3,8	3,2–3,8
Температура плавления, °C	28,3–44,4	24,4–36,7	24,0	–	–	–
Йодное число, г/100 г	13,0–23,0	6,0–11,0	10–18	15,0–27,4	26,0	18,0–39,0
Окислительная стабильность, ч при 110 °C	–	–	–	33,7–91,8	44,5	30,4–41,35
Источник:	Young, 1983; Cornelius, 1977	Azeez, 2007; Laureles et al., 2002; Young, 1983; Edem, 2002; Talbot, 2015	Jackson, Longeneck er, 1944; Melo et al., 2019; Talbot, 2015	Coimbra, Jorge, 2011; Bora, Moreira, 2003	Coimbra, Jorge, 2011	Amaral et al., 2011; Coimbra, Jorge, 2011; Cabrera et al., 2023

Католе (*Syagrus oleracea* Mart.) произрастает в северо-восточных и юго-восточных регионах Бразилии. Вид также известен как гуарироба. Масло ядер используется в пищевых целях и в производстве мыла. Масло получают из мякоти плодов и из косточек, каждое из них обладает разным составом жирных кислот. Масло косточек пальмы католе содержит до 41,6–48,3 % лауриновой кислоты, а также 5,3–10,3 % – каприловой, 4,5–6,6 % – каприновой и 9,7–14,3 % – миристиновой, на ненасыщенные жирные кислоты приходится не более 25 % (таблица 1) (Bora, Moreira, 2003; Coimbra, Jorge, 2011; Nozaki et al., 2012).

Масло джерива получают из ядер пальмы *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman., которые содержат до 59 % масла. Основными жирными кислотами

являются лауриновая (32,6 %) и олеиновая (36,3 %) (таблица 1) (Coimbra, Jorge, 2011; Dijkstra, 2016).

Макауба (*Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart.) – эндемичный вид пальм Америки, масло которого обладает составом, аналогичным пальмовому маслу, высокой урожайностью и большей устойчивостью к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям. Макауба считается вторым по величине источником масла после пальмового по урожайности. Исследования, проведенные на коммерческих плантациях, указывают на производительность 5 тонн масла мякоти и 1,5 тонны масла из косточек с гектара в год (Colombo et al., 2018). Масло из косточек макаубы характеризуется преобладанием олеиновой (26–36 %) и лауриновой (32–44 %) кислот (таблица 1) и имеет полупрозрачный вид (Coimbra, Jorge, 2011; Amaral et al., 2011; Cabrera et al., 2023; Colombo et al., 2018; Río Andrade et al., 2016).

Пальмитиновая группа масел. Пальмовое масло получают из мезокарпия плодов масличной пальмы (*Elaeis guineensis* Jacq.), произрастающей во всей влажной тропической зоне в полосе примерно 10° от экватора (Jones, Hughes, 1989). Индонезия и Малайзия являются основными производителями этого масла. Масличность мякоти составляет 45–55 %. Сырое пальмовое масло от природы богато каротиноидами (500–700 ppm), токоферолами и токотриенолами (600–1200 ppm), которые придают ему типичный красный цвет, влияют на его стабильность и улучшают лечебные и пищевые характеристики (Chawla, Saxena, 2013; Cottrell, 1991 Koushki et al., 2015). Красное пальмовое масло имеет сбалансированное соотношение насыщенных и ненасыщенных жирных кислот 1:1 (таблица 2); состоит из 51 % НЖК, 38 % мононенасыщенных жирных кислот (МНЖК) и 11 % ПНЖК (Chawla, Saxena, 2013; Alhaji et al., 2024). Благодаря такому составу жирных кислот данное масло полутвердое при комнатной температуре. Обычно пальмовое масло фракционируют на пальмовый олеин (жидкая фракция) и пальмовый стеарин (твердая фракция) для получения фракций с более специфическими свойствами (Edem, 2002; Cottrell, 1991).

Таблица 2 – Жирнокислотный состав (%) и основные показатели масел пальмитиновой группы

Показатель	Красное пальмовое масло	Пальмовый стеарин	Пальмовый олеин	Масло плодов макуба	Масло плодов джерива	Масло плодов гуариоба
C16:0	42,0–47,0	48,4–51,4	39,0–40,4	12,2–24,6	32,8	44,6
C16:1				1,3–4,3	5,0	2,5
C18:0	4,0–5,0	4,7–4,9	4,3–4,4	1,1–2,6	1,3	1,5
C18:1	37,0–41,0	32,8–34,5	41,1–41,7	52,6–69,1	29,3	16,7
C18:2	9,0–11,0	8,7–9,9	11,9–12,4	6,8–13,8	22,4	29,6
Температура плавления, °С	34,2–37,0	47,7–48,6	23,0–24,5	–	–	–
Йодное число, г/100 г	47,0–55,8	21,6–49,4	55,0–61,5	80,0	69,0	77,1–80,0
Окислительная стабильность, ч при 110 °С	51,7*	55,8*	44,0*	11,3–16,4	4,9	10,0
Источник	Tan, 2021; Edem, 2002	Tan, 2021; Lin, 2011; Edem, 2002	Tan, 2021; Lin, 2011; Edem, 2002	Coimbra, Jorge, 2011; Bora, Moreira, 2003	Coimbra, Jorge, 2011	Amaral et al., 2011; Coimbra, Jorge, 2011; Cabrera et al., 2023

* Окислительная стабильность, часы при 100 °С

Пальмовый олеин содержит более высокие уровни олеиновой (39–45 %) и линолевой (10–13 %) кислот по сравнению с пальмовым маслом (таблица 2). Данная фракция остается прозрачной при температуре окружающей среды 25 °С. Дальнейшее фракционирование олеина дает более ненасыщенные фракции, часто называемые суперолеином или дважды фракционированным олеином. Они имеют более высокие уровни олеиновой и линолевой кислот, в диапазоне: 43–49 % и 10–15 % соответственно. Пальмовый стеарин, более твердая фракция пальмового масла, содержит больше насыщенных жирных кислот и ТАГ. Содержание пальмитиновой кислоты в масле данной фракции варьирует от 48 до 51 %, а олеиновой от 32 до 35 % (таблица 2). Пальмовый стеарин полезен для обеспечения функциональности твердого жира без использования гидрогенизации, тем самым снижая потребление трансжиров в рационе (Tan, 2021; Deffense, 1985; Lin, 2011).

Различные фракции пальмового масла затем по-разному используются в пищевой промышленности: пальмовый олеин применяется как кулинарное

масло для жарки (из-за его высокой температуры дымления – 230 °С) и в маргаринах; пальмовый стеарин – в пищевых продуктах, таких как шортенинги и гидрогенизированные масла, используемые в качестве заменителей масла; пальмовый олеин двойной фракции применяется при приготовлении майонеза (Mba et al., 2015).

Несмотря на все преимущества пальмового масла, увеличение его производства наносит серьезный ущерб биоразнообразию, ведет к локальному вымиранию тигров и слонов, сокращению площадей тропических лесов (Deforestation ..., 2008; Vijay et al., 2016).

Мякоть плодов пальмы макауба может содержать до 75 % жиров. Масло плодов макубы имеет оранжевый цвет и характеризуется высокой концентрацией олеиновой (52,6 %) и пальмитиновой кислот (24,6 %), что может обеспечить высокую окислительную стабильность (таблица 2) (Coimbra, Jorge, 2011; Amaral et al., 2011; Cabrera et al., 2023. Colombo et al., 2018; Río Andrade et al., 2016). Масло мякоти джерива также в сумме содержит больше ненасыщенных олеиновой и линолевой жирных кислот, чем насыщенных. Однако на пальмитиновую кислоту приходится до 32,8 % (таблица 2) (Coimbra, Jorge, 2011). В масле гуарироба соотношение насыщенных и ненасыщенных жирных кислот – 1:1. Пальмитиновая кислота составляет до 44,6 % в масле пальмы гуарироба. Также в данном масле содержится около 16,7 % олеиновой кислоты и до 29,6 % линолевой кислоты (таблица 2) (Bora, Moreira, 2003; Coimbra, Jorge, 2011).

Стеариновая группа масел. Какао-масло является одним из самых ценных и полезных растительных жиров, получаемых из какао-бобов. Благодаря своим уникальным свойствам, нейтральному вкусу, запаху шоколада, твердому состоянию при комнатной температуре и окислительной стабильности, оно широко используется в косметике и приготовлении пищи. Какао-масло состоит в основном из насыщенных жирных кислот, таких как стеариновая кислота (35,8 %) и пальмитиновая кислота (26,3 %), и около 30–35 % ненасыщенных жирных кислот (таблица 3) (Lipp et al., 2001; Naik, Kumar,

2014). Профиль жирных кислот какао-масла может немного отличаться для разных видов растений какао и разного географического происхождения. Обычно чем ближе к экватору выращивается какао, тем тверже становится жир (Ostrowska-Ligęza, et al., 2021). Высокое содержание насыщенных жирных кислот и их особое расположение в молекулах триглицеридов придают какао-маслу особо ценные свойства – постепенное плавление и особую кристаллическую структуру, благодаря которым данное масло является основой для изготовления шоколада и других кондитерских изделий (Zzaman et al., 2014). Какао-масло получают из семян какао-дерева *Theobroma*, которое может произрастать только в определенных местах с тропическим климатом. Этот факт и восприимчивость растения к вредителям делают поставки какао несколько неопределенными и непостоянными, что приводит к высокой стоимости данного масла.

Одним из наиболее богатых по содержанию стеариновой кислоты природных растительных масел является масло ши. Изучение состава жирных кислот показало их значительную вариабельность в этом масле. После анализа 150 образцов семян *Vitellaria paradoxa* C.F. Gaertner различного происхождения Di Vincenzo et al. (2005) установили, что оно содержит 16 насыщенных и ненасыщенных жирных кислот, из которых олеиновая, стеариновая, пальмитиновая и линолевая являются доминирующими. Основной насыщенной жирной кислотой в составе масла ши является стеариновая, содержание которой варьирует от 29,5 % до 55,7 %, а пальмитиновой кислоты накапливается около 4 % (таблица 3) (Minor oil ..., 1992; Nonfo et al., 2014; Talbot, 2015).

Масло семян дикого манго (*Mangifera sylvatica* Roxb.) также относится к стеариновой группе, так как в данном масле содержится около 30,4 % стеариновой, 47,6 % олеиновой и 13,8 % пальмитиновой жирных кислот (таблица 3). Масло манговых косточек имеет бледно-желтый цвет. Дикий манго встречается в Бангладеш, Индии, Китае, Камбодже, Мьянме, Непале и

Таиланде. Ядра манго содержат около 7–15 % жира (Minor oil ..., 1992; Momeny et al., 2013; Akhter et al., 2016; Talbot, 2015).

Таблица 3 – Жирнокислотный состав (%) и основные показатели масел стеариновой группы

Показатель	Какао-масло	Ши	Иллипе	Кокум	Масло семян дикого манго	Сал
C16:0	26,3–33,7	3,4–8,0	18–29	2,5–5,3	3–18	3,6–10,5
C18:0	33,3–40,2	37,0–58,0	33–46	52,0–56,0	24–57	32,6–49,3
C18:1	26,3–35,2	33,0–50,0	33–37	39,0–41,0	34–56	32,9–48,2
C18:2	1,7–3,6	3,0–6,6	–	1,7	1–13	0,6–3,8
Температура плавления, °C	29–40	32–45	37–39	39–42	34–43	–
Йодное число, г/100 г	34–38	52–56	29–38	35–37	39–48	38–43
Источник:	Lipp et al., 2001; Naik, Kumar, 2014; Bahari, Akoh, 2018	Honfo et al., 2014; Talbot, 2015	Talbot, 2015; Nesaretnam, Ali, 1992; Bahari, Akoh, 2018	Reddy, Prabhakar, 1994; Talbot, 2015	Talbot, 2015; Momeny et al., 2013	Reddy, Prabhakar, 2007; Talbot, 2015

Термин «иллипе» пришел из Южной Индии для описания масличных орехов разных видов. Наиболее часто масло иллипе производят из орехов рода *Shorea spp.*, произрастающих в диком виде в тропических лесах Юго-Восточной Азии, Индонезии и Борнео (Talbot, 2015). Плод содержит маслянистое ядро, которое содержит около 45–70 % жира. Масло имеет желтый цвет и твердую консистенцию. Масло иллипе содержит высокую долю стеариновой кислоты (33–46 %), олеиновой (33–50 %) и пальмитиновой (18–29 %) (таблица 3). По жирнокислотному составу, температурам плавления и кристаллизации данное масло наиболее близко к какао-маслу (Talbot, 2015; Nesaretnam, Ali, 1992; Bahari, Akoh, 2018; Minor oil ..., 1992; Yen Chew et al., 2022).

Масло кокум получают из ядер семян вечнозеленого дерева *Garcinia indica* Choisy, произрастающего в Индии (Manoj et al., 2019). Ядро кокума содержит около 40–50 % жира. Масло кокум представляет собой светло-желтое твердое вещество со слабым запахом. Основными жирными кислотами

являются стеариновая (52–56 %) и олеиновая (39–41 %) (таблица 3) (Reddy, Prabhakar, 1994; Naik, Kumar, 2014).

Из ядер дерева сал (*Shorea robusta* Gaertn.) производят саловое масло. Лесами *Shorea robusta* покрыто до 1/8 части лесной зоны Индии. Ядра обычно содержат 14–18 % масла (Gunstone et al., 1986). В сыром виде масло сала имеет темно-зеленый цвет; даже при полной очистке все еще остается легкий зеленый оттенок. Основными жирными кислотами являются стеариновая (32–49 %) и олеиновая кислоты (32–48 %), которые содержатся примерно в равных количествах вместе с заметным уровнем (около 7 %) арахидоновой кислоты (таблица 3) (Reddy, Prabhakar, 2007; Gunstone et al., 1986; Talbot, 2015).

В различных исследованиях приводятся данные о том, что именно масла с высоким содержанием стеариновой кислоты, такие как ши, иллипе, кокум и масло дикого манго, по разным параметрам наиболее близки к маслу какао и могут использоваться как его эквивалент (Akhter et al., 2016; Naik, Kumar, 2014; Lipp, Adam, 1998; Loke et al., 2024; Talbot, 2015).

С диетологической точки зрения насыщенные масла лауриновой, пальмитиновой и стеариновой групп существенно различаются по влиянию на организм человека. Пищевые жиры, содержащие насыщенные жирные кислоты в положении *sn*-2, имеют тенденцию повышать общий уровень холестерина и холестерина ЛПНП в плазме, что способствует развитию атеросклероза и ишемической болезни сердца. Богатые насыщенными жирными кислотами тропические масла, кокосовое масло, гидрогенизированное кокосовое масло и пальмоядровое масло повышают уровень холестерина (Eugres et al., 2016).

Пальмовое масло употребляется в свежем виде и после различных термических обработок, в результате которых происходит его окисление. Эксперименты показали благотворную роль свежего пальмового масла для здоровья: снижение риска артериального тромбоза и атеросклероза, ингибирование биосинтеза холестерина и агрегации тромбоцитов, а также снижение артериального давления (Edem, 2002). Красное пальмовое масло не

способствует развитию атеросклероза и артериального тромбоза, снижает уровень эндогенного холестерина, улучшает иммунную функцию (Oguntibeju, 2009).

Однако значительное количество широко используемого пальмового масла находится в окисленном состоянии, что обладает потенциальной опасностью для физиологических и биохимических функций организма. Исследования показали, что по сравнению со свежим пальмовым маслом окисленное пальмовое масло индуцирует неблагоприятный липидный профиль плазмы крови, репродуктивную токсичность и органотоксичность, особенно почек, легких, печени и сердца (Ebong et al., 1999). В целом считается, что стеариновая кислота повышает уровень холестерина слабее, чем пальмитиновая кислота, которая, в свою очередь, имеет меньшее влияние на липопротеидный комплекс крови, чем миристиновая и лауриновая кислоты (van Rooijen, Mensink, 2020; Fattore et al., 2014; Berry, 2009; Hunter et al., 2010). Также в исследовании Thijssen et al. (2005) установили, что стеариновая кислота не обладает повышенной тромбогенностью в сравнении с олеиновой и линолевой ЖК.

1.6 Характеристика высокостеаринового среднеолеинового гибрида подсолнечника Нутрисан

Первый высокостеариновый гибрид подсолнечника был создан учеными из Instituto de la Grasa в г. Севилья и компанией Advanta Seeds под торговой маркой Nutrisun (Anushree et al., 2017) в качестве альтернативы пальмовому маслу. Триглицериды семян данного гибрида содержали до 18 % стеариновой и до 71 % олеиновой кислоты и относились к категории высокостеариновых высокоолеиновых (HSHO). Однако авторами указывается, что само по себе масло HSHO не может быть использовано для приготовления кондитерских изделий и нуждается в дальнейшей обработке – фракционировании без гидрирования или переэтерификации. Из данного масла можно получить две твердые фракции: с высокой температурой плавления, или твердый стеарин

(HS), а также с низкой температурой плавления, или мягкий стеарин (SS) (Bootello et al., 2011). Твердая фракция подсолнечного стеарина, выделенная из масла HSHO, содержала около 45 % стеариновой и 45 % олеиновой жирных кислот и до 65–80 % SUS триглицеридов (насыщенные-ненасыщенные-насыщенные), а интервалы плавления и кристаллизации совпадали с параметрами какао-масла (Salas et al., 2011; Bootello et al., 2011; Garcés et al., 2012; Bootello et al., 2012).

Индекс окислительной стабильности масла гибрида Nutrisun при температуре 110 °C в шесть раз выше, чем у обычного подсолнечного масла (Anushree et al., 2017). Жидкая фракция, получаемая в результате фракционирования масла HSHO, содержит большое количество олеиновой и стеариновой кислот, что делает ее стабильной к окислению, благодаря этому данное масло пригодно для жарки и розничной продажи (Salas et al., 2021). С практической точки зрения сравнение точек помутнения стандартного (-8 °C), высокоолеинового (-2 °C) и высокостеаринового среднеолеинового (24 °C) подсолнечных масел указывает на то, что последнее подходит для производства маргарина, спредов, хлебобулочных и других продуктов (Garcés et al., 2009; Garcés et al., 2012).

С 2008 по 2013 гг. проводилось изучение селекционно ценных признаков двух гибридов Nutrisun HS03 и MS06. По результатам испытаний в Аргентине и Франции была показана изменчивость масличности семян от 36,2 до 42,5 % в зависимости от срока посева и густоты стояния (Cánepa et al., 2012). В результате полевого эксперимента во Франции в 2014 г. было установлено, что урожайность гибрида Nutrisun была немного выше 30 ц/га, а масличность около 53 %, что было сопоставимо со значениями обычных гибридов, выращенных в тех же условиях (Anushree et al., 2017).

Таким образом, селекционная цель создания гибридов подсолнечника с высокостеариновым среднеолеиновым типом масла представляется стратегически обоснованной задачей получения полевой однолетней

отечественной культуры для обеспечения пищевой промышленности нашей страны диетологически оправданным твердым растительным жиром.

ГЛАВА 2 УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проведены в ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, в лаборатории генетики отдела селекции и первичного семеноводства подсолнечника в период 2018–2026 гг. Опыты закладывали в полевых условиях на 1-ом отделении ВНИИМК в пос. Плодородном г. Краснодара, на 2-ом отделении ВНИИМК в х. Октябрьский г. Краснодара, на физиологической площадке центральной экспериментальной базы ВНИИМК в г. Краснодар, в камерах фитотронно-тепличного комплекса (ФТК) и камере гидропоники ВНИИМК. Экологические испытания проводили на Армавирской опытной станции ВНИИМК (АОС).

2.1 Погодно-климатические особенности проведения опытов

В соответствии с агроклиматическим районированием Краснодарского края территория опытных полей ВНИИМК находится в третьем агроклиматическом районе. Район относится к умеренно-влажному, средняя сумма осадков за год – 643 мм, коэффициент увлажнения – 0,3–0,4 (Атлас Краснодарского ..., 1996). За период вегетации подсолнечника выпадает около 355 мм осадков.

Погодные условия в период проведения исследований были в пределах среднемноголетних значений температуры воздуха, превышая данный показатель не более чем на 0,8 °С. Но в 2024 г. среднесуточная температура была выше на 2,4 °С (рисунок 2).

Однако такая стабильность в разные месяцы и годы не сохранялась. Так, в 2019 г. значения среднесуточной температуры были существенно выше в мае и июне (на 1,9 и 3,5 °С), а в июне – ниже нормы на 1,3 °С. В 2020 г. весенние месяцы были более прохладными, а в июне, июле и сентябре среднесуточная температура была выше среднегодовых значений в указанные месяцы. В 2021 г. в сентябре температура воздуха была ниже нормы на 1,8 °С, а в мае, июле и

августе – выше на 0,9, 2,1 и 1,7 °С соответственно. В 2022 г. наиболее значимые отклонения наблюдались в мае (ниже нормы на 2,2 °С) и августе (+2,3 °С к среднемуголетнему значению). В 2023 г. в августе и сентябре среднесуточная температура была выше нормы на 2,6 и 1,9 °С соответственно. В 2024 г. во все месяцы, кроме мая, температура воздуха в среднем была значительно выше среднемуголетнего (на 1,7–5,5 °С), а май был более прохладным на 1,2 °С. В апреле и мае 2025 г. температура была ниже нормы, а в июле превышала ее на 1,9 °С, в августе – на 2,0 °С, в сентябре – на 1,0 °С.

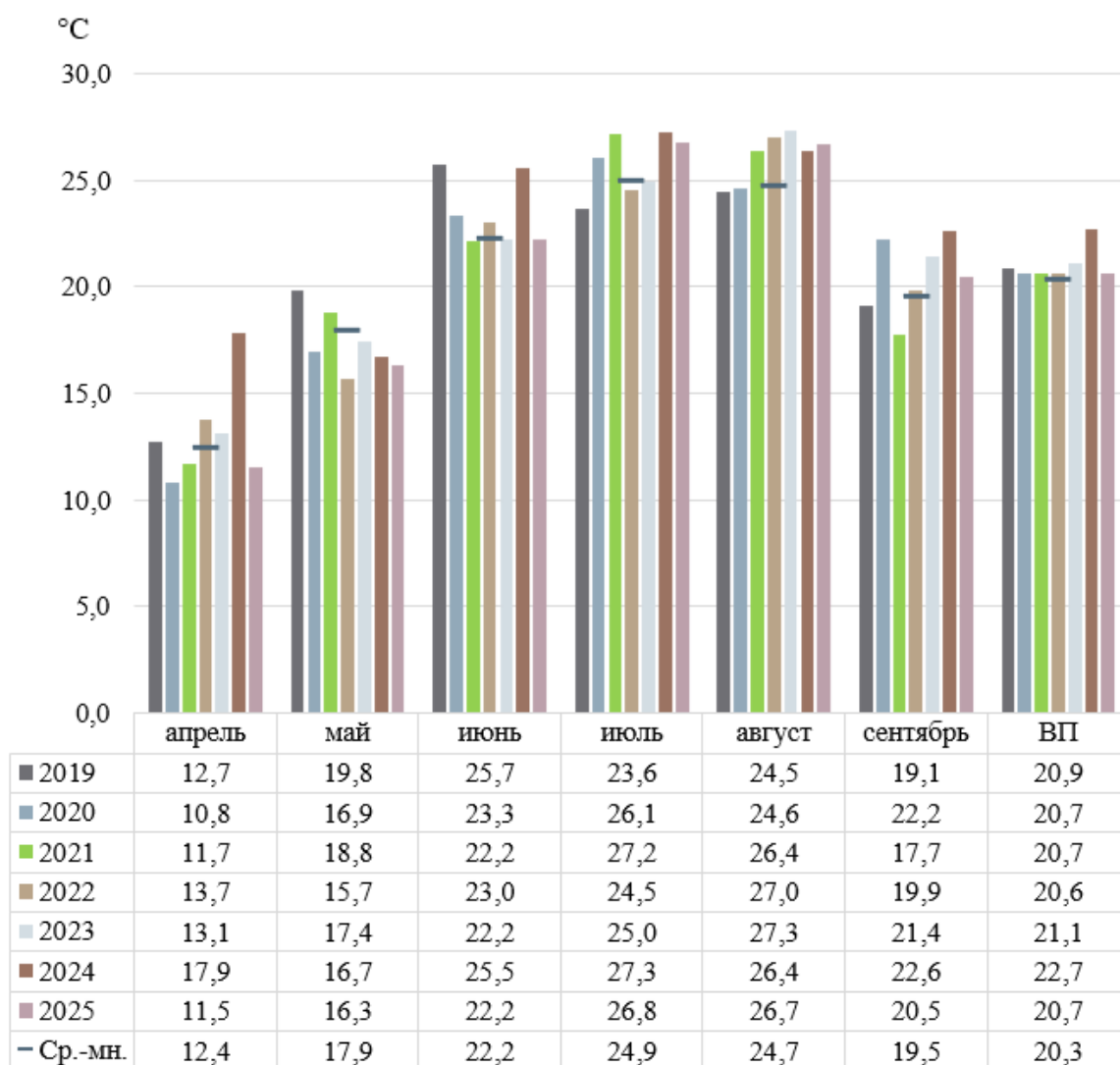


Рисунок 2 – Среднесуточная температура воздуха (°С) в вегетационный период 2019–2025 гг. (1-ое отделение ВНИИМК, 2019–2021 гг., 2-ое отделение ВНИИМК, 2022–2025 гг.)

Количество осадков, выпавших за период вегетации подсолнечника в разные годы исследований, различалось (рисунок 3). Более близкие значения к среднемноголетнему (354,6 мм) были отмечены в 2021 г. – 333 мм. В 2019 и 2020 гг. количество осадков было немного ниже нормы – на 47,6 и 43,6 мм, а 2022, 2024 и 2025 гг. характеризовались существенно более низкими значениями (251,6, 132,8 и 249 мм), что на 30, 67 и 29 % ниже нормы. 2023 г. был единственным годом, в котором в период с апреля по сентябрь выпало осадков на 31,6 мм больше, чем в среднем по годам (таблица 4).

Таблица 4 – Общее количество осадков, выпавших за вегетационный период (ВП) в годы проведения исследований, мм

Показатель	2019	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Итого за ВП	307	311	333	252	386	133	249
Δ год – ср.-мн.	-48	-44	-22	-103	32	-222	-105

В отдельные месяцы наблюдали сильную изменчивость количества осадков. В апреле недостаток осадков был отмечен в 2020 и 2024 гг., тогда как в 2023 г. выпало почти в 2 раза больше нормы. Во все годы в мае наблюдали достаточное количество осадков, тогда как в 2024 г. они были избыточными (101,6 мм). В июне 2019 и 2024 гг. выпало менее 10 мм, тогда как в 2020, 2022 и 2023 гг. их количество составляло от 44 до 74 мм, но эти значения также были ниже среднемноголетнего уровня; лишь в 2021 г. количество осадков было выше нормы на 11,9 мм. Наиболее значимые колебания количества осадков наблюдали в июле в разные годы исследований: в 2019, 2020 и 2023 гг. выпало от 102,4 до 122,8 мм, тогда как в 2021 и 2024 гг. – только 11,8 и 15,6 мм соответственно. В августе 2019 и 2021 гг. количество осадков превысило норму на 9,9 и 17,9 мм, а в остальные годы выпало от 1 до 21,4 мм при среднемноголетнем значении 40,7 мм. В сентябре в 2022–2024 гг. количество осадков было ниже нормы в 2,3–3,9 раза, а в период с 2019 по 2021 гг. данный показатель был близок к среднемноголетнему.

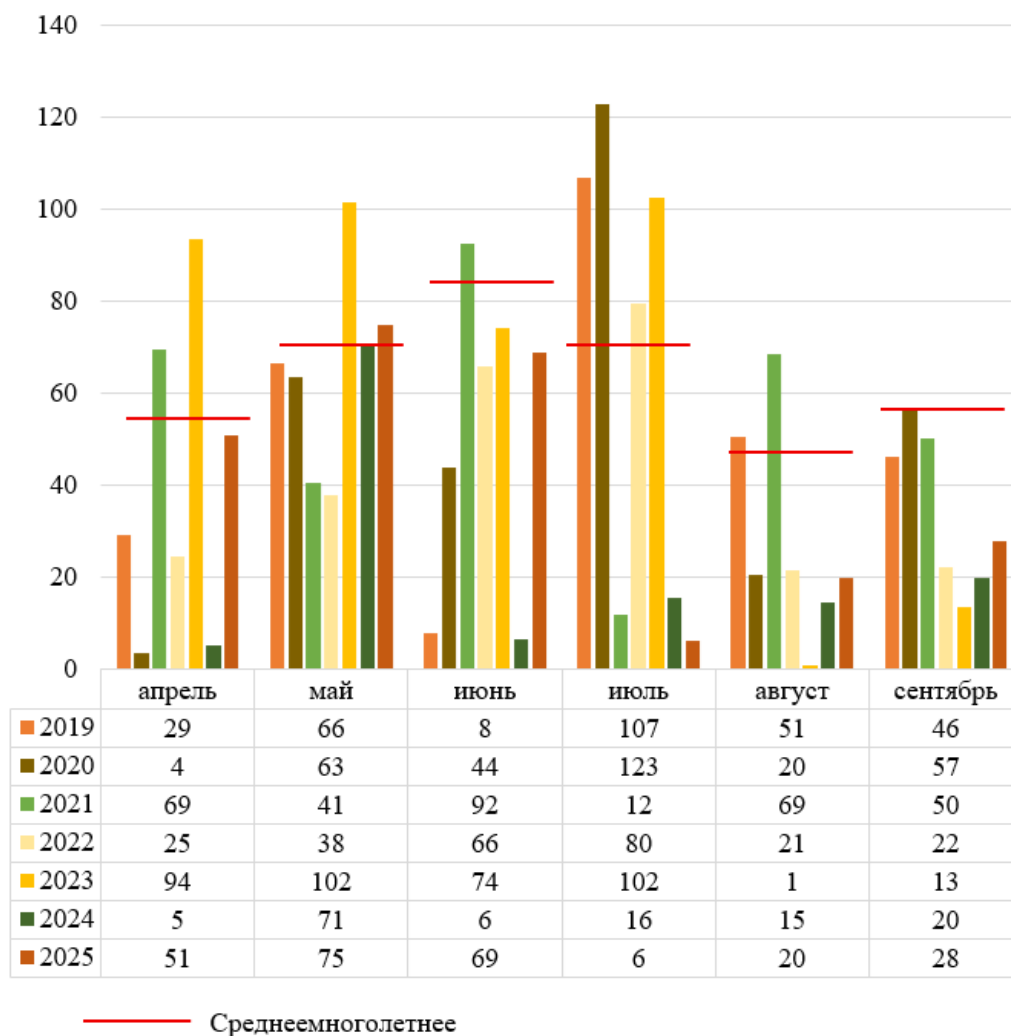


Рисунок 3 – Количество осадков (мм) в вегетационный период (ВП) подсолнечника в период проведения исследований (1-ое отделение ВНИИМК, 2019–2021 гг., 2-ое отделение ВНИИМК, 2022–2025 гг.)

Уровень влагообеспеченности устанавливали по гидротермическому коэффициенту увлажнения Г.Т. Селянинова (ГТК). Значения гидротермического коэффициента определяли по формуле:

$$\text{ГТК} = \frac{\Sigma R}{\Sigma T(>10) \cdot 0,1} \quad (1)$$

где ΣR – сумма осадков за месяц;

$\Sigma T(>10)$ – сумма среднесуточных значений температуры воздуха $>10^\circ\text{C}$ в течение месяца.

При ГТК > 1,3 условия увлажнения – избыточные; в пределах 1,3–1,0 – обеспеченные, 1,0–0,7 – засушливые, 0,7–0,4 – очень засушливые, при < 0,4 – сухие (Ионова и др., 2016).

В среднем по годам ГТК в период вегетации растений подсолнечника в 2019–2022 и 2025 гг. составлял от 0,7 до 0,9, что характеризует данные годы как засушливые (таблица 5). В 2023 г. благодаря большому количеству выпавших осадков он был влагообеспеченным, тогда как 2024 г. стал сухим со значением ГТК – 0,3. Причем данная тенденция наблюдалась во все месяцы 2024 г. кроме мая, который, наоборот, имел избыточную влагообеспеченность при ГТК – 1,4. Важным условием для хороших и дружных всходов подсолнечника является достаточный уровень влагообеспеченности почвы на этапе посева и прорастания семян в апреле и мае, в зависимости от даты сева. Так, засушливыми оказались апрель 2019 и 2022 гг., а также май 2021 и 2022 гг., тогда как апрель 2024 г. был сухим по ГТК. В период цветения подсолнечника в июле 2021, 2024 и 2025 гг. условия увлажнения характеризовались как сухие. А в августе, когда происходит налив семян, во все годы исследований наблюдался дефицит осадков, а в 2020, 2022–2025 гг. ГТК был ниже 0,3.

Таблица 5 – Гидротермический коэффициент увлажнения (ГТК) в вегетационный период подсолнечника в 2019–2024 гг.

Месяц	2019	2020	2021	2022	2023	2024	2025
апрель	0,9	0,2	2,5	0,7	2,4	0,1	1,8
май	1,1	1,2	0,7	0,8	1,9	1,4	1,5
июнь	0,1	0,6	1,4	1,0	1,1	0,1	1,0
июль	1,5	1,5	0,1	1,0	1,3	0,2	0,1
август	0,7	0,3	0,8	0,3	0,0	0,2	0,2
сентябрь	0,8	0,9	0,9	0,4	0,2	0,3	0,5
ВП	0,8	0,8	0,9	0,7	1,0	0,3	0,7

В условиях ФТК проводили выращивание растений подсолнечника в камерах с искусственным освещением светодиодными лампами (рисунок 4а).

Фотопериод составил 16 часов – день, 8 часов – ночь. Растения (по две штуки) выращивали в сосудах объемом 12 л в торфогрунте. Полив растений осуществляли водой вручную по мере подсыхания грунта. Температурный режим в камере поддерживался с использованием кондиционера. Дневная температура в среднем составляла 24–28 °С, ночная – 18–20 °С.

Работы по выращиванию растений также проводились в гидропонной камере ФТК ВНИИМК (рисунок 4б), с рабочей площадью 75 м², введенной в эксплуатацию в первом квартале 2023 г. В качестве субстрата использовали маты, кубики и пробки из минеральной ваты, выставленные рядами на поддонах (рисунок 4б). Данная площадь позволила разместить 15 рядов по 4 мата в ряду, что обеспечивало единовременную вместимость до 360 растений. Полив растений производили сбалансированным питательным раствором, включающим 12 химических элементов: N, P, K, Ca, S, Mg, B, Cu, Fe, Mo, Mn и Zn. Данный раствор регулярно подавался с использованием специализированной установки полива на базе автоматизированной системы дозирования удобрений L-502.



а



б

Рисунок 4 – Камера ФТК (А) и гидропонная камера (Б) ВНИИМК

Для создания благоприятных микроклиматических условий в камере гидропоники использовали системы кондиционирования и осушения воздуха. Контроль температуры и влажности воздуха проводили с помощью электронных систем, установленных в камере. Влажность воздуха поддерживали на уровне 50–60 %. Фотопериод составил 16 часов – день, 8 часов – ночь.

Наиболее важным периодом в формировании жирнокислотного состава масла являются 30 дней после цветения, т.е. этап созревания семян. На рисунке 4 видно, что интервал изменения температур в течение суток в полевых условиях значительно выше, чем в камере гидропоники. Так, разность между ночной и дневной температурами в 2023 г. составила 12,7 °С, а в 2024 г. – 14,3 °С. В условиях камеры гидропоники данный интервал был намного ниже и составил 4,0–5,3 °С. Такая изменчивость связана с тем, что в гидропонике ночная температура выше, чем в поле, а дневная температура значительно ниже за счет постоянного охлаждения камеры до необходимой температуры (рисунок 5).

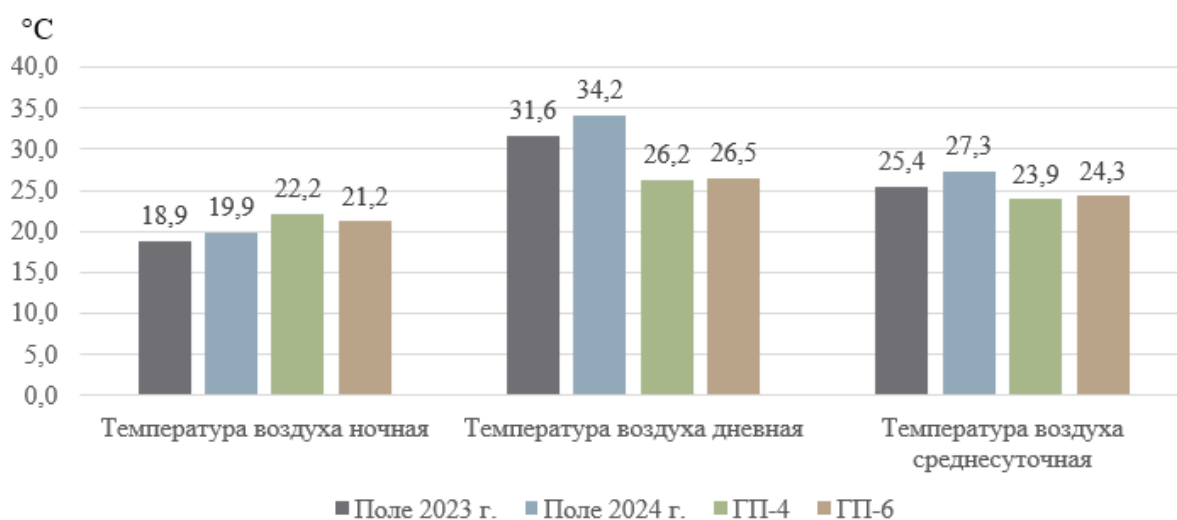


Рисунок 5 – Показатели температуры воздуха (°С) в период 30 ДПЦ в полевых и гидропонных (ГП) условиях

Исследования по экологическому сортоиспытанию проводились на полях экспериментальной базы Армавирской опытной станции. Зона

проведения ЭСИ характеризуется неустойчивым, часто недостаточным увлажнением. Грунтовые воды залегают ниже 10 м и практического влияния на формирование урожая сельскохозяйственных культур не оказывают (Батова, 1996).

В 2024 г. на полях АОС за период вегетации яровых культур (май – сентябрь) выпало 161 мм осадков, что ниже среднемноголетней нормы на 134,3 мм. Существенный дефицит осадков отмечался во все месяцы (таблица 6). Минимальное количество осадков выпало в июне – 19,0 мм, что ниже среднемноголетних показателей на 73 %. Дефицит осадков в мае составил 38,1 %, в июле – 48,4 %, в августе – 39,6 %, в сентябре – 8,3 %.

Температура в среднем за шесть месяцев превышала среднемноголетние значения на 13 % (таблица 6). Только в мае температура была ниже среднемноголетних значений на 6 %, и в начале месяца наблюдалось похолодание без заморозков.

Гидротермический коэффициент за период вегетации 2024 г. составил 0,46 и характеризуется период как сильно засушливый.

Таблица 6 – Погодные условия 2024–2025 гг. в сравнении со среднемноголетними значениями, Армавирская опытная станция ВНИИМК

Месяц	Количество осадков, мм			Температура, °С		
	средне-многолетнее	2024 г.	2025 г.	средне-многолетнее	2024 г.	2025 г.
Май	65	40	97	16,6	15,6	16,4
Июнь	76	19	26	20,3	23,8	19,9
Июль	56	29	12	23,1	26,9	26,4
Август	55	33	45	22,6	25,0	24,6
Сентябрь	44	40	52	17,4	21,9	18,3
Октябрь	51	39	70	10,8	12,6	12,7
Итого за ВП	295	161	302	20,0	22,6	18,5

В 2025 г. за вегетационный период (май–октябрь) выпало 302 мм осадков, что выше среднемноголетней нормы на 2,3 %. Существенный

дефицит осадков отмечался в июне (26 мм) и июле (12 мм), что ниже среднемноголетних показателей на 65,9 и 78,6 % соответственно. Дефицит осадков в августе составил 17,6 % (таблица 6).

Температура в среднем за период вегетации ниже среднемноголетних значений на 7,4 %. В мае и июне 2025 г. температура была ниже среднемноголетних значений на 1,2 и 2,0 % соответственно, а в июле и октябре температура превысила среднемноголетние значения на 14,3 и 17,6 %. Гидротермический коэффициент за период вегетации 2025 г. составил 0,83.

2.2 Материал

В данном исследовании изучали 79 линий коллекции ВНИИМК с различным жирнокислотным составом:

- селекционные линии ВНИИМК – ВА760-ор, ВК416, ВК101, ВК101-во, ВК101-зу, ВК195, ВК1-ими А, ВК1-клп, ВК1-сур, ВК21-клп-во, ВК21-сур-во, ВК276, ВК303-во, ВК305, ВК305-во, ВК464, ВК508, ВК580, ВК678 Б, ВК680, ВК805, ВК850, ВК876, ВК876НР, ВК905, ВК941;

- линии генетической коллекции ВНИИМК – RIL200, RIL29, RIL30, RIL37, RIL38, RIL39, RIL41, RIL42, ЛГ26, ЛГ27, ЛД102, МВГ-3, МВГ-8, КГ115, КГ19, Л2543, Л7247, Z1064;

- линии коллекции подсолнечника ВИР – и613033, к2058, к2257-3, к1587, к225-1, к235, к3159, к3619, к578;

- линии USDA, США, г. Фарго – RHA450;

- линии INRA, г. Монпелье, Франция – RIL100;

- новые линии-доноры, полученные в период данного изучения – ЛГ31, ЛГ32, ЛГ33, ЛГ34, ЛГ35, ЛГ36, ЛГ37, ЛГ38, ЛГ39, ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ54, ЛГ55;

- новые селекционные линии, созданные при выполнении данного исследования – ВК101-вс, ВК305-вс, ВК508-вс, ВК732-вс, ВК934-вс, ВК941-вс.

Источником признака высокостеариновости был гибридный образец подсолнечника, полученный в рамках обмена исходным материалом.

В испытании гибридов принимали участие четыре гибрида селекции ВНИИМК в качестве стандартов – Тайзар, Окси, Клип ВО и Суринат. А также новый высокостеариновый гибрид подсолнечника Стеарин и 21 экспериментальный гибрид.

2.3 Методика исследований

Полевые опыты. Опытные посевы находились на полях селекционного севооборота ВНИИМК. В период с 2018 по 2025 гг. предшественником подсолнечника была озимая пшеница.

Посев подсолнечника на опытных делянках проводили с помощью ручных сажалок по традиционной схеме при расстановке растений 70×35 см и густоте стояния 40 тыс. растений на га. В одно гнездо помещали 2–5 семян. Образцы сеяли на 1–4-рядных делянках по 25 гнезд в каждом ряду. После прорывки на стадии 1–3 пар настоящих листьев оставляли одно растение в гнезде. На протяжении периода вегетации подсолнечника проводили две междурядные культивации и регулярные ручные прополки.

Растения, отобранные для исследований, принудительно самоопыляли, в случае необходимости проводили гибридизацию. Корзинки изолировали в фазе появления краевых цветков из-под обертки изоляторами из агротекстиля. Каждое растение маркировали этикеткой, в которой отмечали номер делянки, дату начала цветения и морфологические особенности растения. Принудительное самоопыление корзинок проводили мануально один раз в два дня.

Гибридизацию осуществляли с использованием ЦМС-форм или ручной кастрации. При ручной кастрации в утренние часы в течение периода цветения на изолированных растениях проводили удаление пыльников из раскрывшихся трубчатых цветков с помощью пинцета. После этого с использованием

распылителя смывали остатки пыльцы водой. Руки и пинцет также тщательно ополаскивали водой после кастрации каждой корзинки. Пыльцу отцовских растений собирали в бумажные конверты и при необходимости хранили при +5 °С в холодильнике. Наносили пыльцу на рыльца пестиков материнских растений с использованием листочков обертки несколько раз в течение цветения соцветия.

Следующие поколения инбридинга получали самоопылением соответствующих растений предыдущих генераций. Беккроссные потомства получали на кастрированных растениях линии-реципиента после опыления пыльцой растений F₁ от скрещивания линии-реципиента и линии-донора вводимого признака.

Уборку растений проводили индивидуально, семена каждого изолированного растения обмолачивали в индивидуальный изолятор. В условиях лаборатории проводили очистку семян с использованием молотильно-очистительного устройства для обмолота отдельных корзинок селекционного подсолнечника (Марков, Ткаченко и др., 2025).

Изучение морфологических и фенологических особенностей, а также проведение биометрических измерений линий подсолнечника проводили на 10 типичных растениях каждого генотипа. После окончания цветения корзинки (M0) определяли высоту растений с использованием нивелирной рейки и диаметр корзинки с помощью измерительной ленты. По методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность сорта, утвержденной Госсорткомиссией № 12-06/15 от 9 июля 2009 г., описывали 42 признака растений подсолнечника: гипокотиль (наличие и интенсивность антоциановой окраски, опушение), лист (размер, окраска, зубчатость, пузырчатость, форма поперечного сечения, форма верхушки, размер ушек, наличие боковых крыльевидных сегментов, угол между самыми нижними боковыми жилками, высота кончика пластинки относительно прикрепления черешка), цветки (расположение, плотность, форма, длина и окраска язычковых цветков, окраска трубчатого цветка, наличие и

интенсивность антоциановой окраски, образование пыльцы), листочки обертки (форма, длина, окраска, положение по отношению к корзинке), стебель (высота, наличие ветвления и его тип), корзинки (размер и форма семенной стороны) и семянки (размер, форма, толщина относительно ширины, окраска, полосы и их окраска, наличие пятен на семенной оболочке). В методику были внесены коррективы относительно размера выборки растений для описания и площади делянок. Данные о морфологических особенностях растений инбредных линий вносили в форму RTG/0081/2. Описание проводили в полевых условиях в 2024 и 2025 гг. Формы описания морфологических признаков линий представлены в Приложении А и Б. Описание растений проводили в периоды вегетации, которые указаны в методике Госсорткомиссии RTG/0081/2 от 9.07.2009 г.:

Прорастание (А):

- А2 Развертывание семядолей и видна первая пара листьев.

Фаза цветочного бутона (Е):

- Е1 Появление цветковой почки, тесно прикрепленной в середине молодых листьев: стадия звездной почки.
- Е2 Почка отделяется от листовой короны, прицветник явно отличим от листьев. Диаметр изменяется от 0,5 до 2,0 см.
- Е4 Почка явно свободна от листьев, диаметр изменяется от 5 до 8 см, она остаётся горизонтальной. Одна часть прицветников развернута.

Цветение (F):

- F1 Цветковая почка изгибается; язычковые цветки за пределами диска.
- F3.2 Три наиболее внешних ряда трубчатых цветков имеют видимые и отделенные пыльники и их развернутые рыльца.

Созревание (М):

- М0 Опадание трубчатых цветков. Задняя часть корзинки все ещё зеленая.

- М2 Задняя часть корзинки желтая. Прицветники на 3/4 коричневые. Влажность семян примерно от 20 до 25 %.
- М3 Задняя часть корзинки мраморно-коричневая. Прицветники коричневые. Стебель усыхает. Влажность семян около 15 %.
- М4 Все органы растения темно-коричневые. Влажность семян около 10 %.

Предварительное сортоиспытание экспериментальных гибридов проводили на полях 2-го отделения ВНИИМК. Посев осуществляли с использованием ручных сажалок на 4-рядных делянках площадью 22,7 м². В процессе вегетации проводили две культивации и ручные прополки. Биологическую урожайность оценивали по продуктивности 10 отдельных корзинок типичных растений с выдержанной густотой стояния 40 тыс. шт./га с двух центральных рядов каждой делянки. Уборку проводили вручную при достижении влажности семян в корзинке 8 %. Каждую корзинку срезали и обмолачивали в отдельный изолятор. Очистку семян выполняли с использованием молотильно-очистительного устройства для обмолота отдельных корзинок селекционного подсолнечника. После чего выполняли взвешивание урожая семян в каждой корзинке на лабораторных весах ВЛЭ-623С. Определяли влажность семян на момент взвешивания на приборе Wile 65. Далее по формуле (2) рассчитывали биологическую урожайность (БУ):

$$БУ = \Sigma(((M_{(pi)} \times \Gamma \times |100-W|)/90)/1000000)/10 \quad (2)$$

где: $M_{(pi)}$ – масса семян i -го растения, г;

Γ – густота стояния растений, раст./га;

W – влажность семян, %.

По формуле (2) рассчитывали сбор масла с 1 га (С):

$$C = БУ \times M \times (100-W)/10000 \quad (3)$$

где: БУ – биологическая урожайность, т/га;

M – масличность семян, %;

W – влажность семян, %.

Испытание экспериментальных гибридов проводилось на полях экспериментальной базы Армавирской опытной станции, по общепринятой методике, разработанной во ВНИИМК и Госкомиссией по сортоиспытанию. Предшественник в опытах – озимая пшеница. В конкурсном сортоиспытании было изучено шесть вариантов гибридов в 2024 г. и пять вариантов гибридов в 2025 г. в 4 повторностях. Размещение вариантов – рандомизация внутри повторений. Посев проводили ручными сажалками с густотой 40 тыс. раст./га. Площадь одной делянки составляла 29,4 м², учётная площадь – 14,7 м². Уборку в питомниках сортоиспытания проводили прямым комбайнированием (Wintersteiger Classic).

Для всех экспериментальных гибридов и стандартов проводили фенологические наблюдения, определяли высоту растений и диаметр корзинки.

Устойчивость к гербицидам новых высокостеариновых линий проверяли в полевых условиях с помощью опрыскивания пестицидом Евро-Лайтнинг Плюс, ВРК (д.в. имазамокс 16,5 г/л и имазапир 7,5 г/л) в дозе 3 мл/л (1,2 л/га) в фазе 4-х настоящих листьев. В начале каждой делянки оставляли без обработки 5 контрольных растений. Через 10 дней после обработки была проведена оценка действия гербицидов на растения с помощью учета баллов фитотоксичности: 0 баллов – оценивается как растение без повреждений; 1–3 балла – появление на листьях хлорозов лёгкой, средней и высокой степени; 4–6 баллов – морфозы листьев подсолнечника различной степени; 7–9 баллов – некрозы тканей растения (точка роста, листья, стебли) и его полная гибель от воздействия гербицида (Демулин и др., 2013).

Устойчивость к заразихе. При создании высокостеариновых линий, устойчивых к расе G заразихи, на всех стадиях отбора проводили оценку на устойчивость к вирулентным расам заразихи двумя способами. Определение аллельного состояния гена *HaOr7*, контролирующего устойчивость подсолнечника к расе G_{RU} заразихи (*Orobanche cumana* Wallr.), проводили в лаборатории молекулярно-генетических исследований отдела биологических

исследований ФНЦ ВНИИМК с использованием двух модификаций полимеразной цепной реакции (ПЦР): классической и с детекцией амплификации в реальном времени.

Для генотипирования вегетирующих растений материалом служили фрагменты настоящих листьев, а для анализа по потомству использовали смесь отделенных от семянки осевых органов зародыша в количестве 5 шт. Перед выделением ДНК растительный материал измельчали с использованием гомогенизатора KZ-III-FP (Servicebio, КНР). Выделение ДНК осуществляли с применением набора реагентов «МагноПрайм ФИТО» (ООО «НекстБио», РФ) на автоматической станции выделения и очистки нуклеиновых кислот Auto-Pure 96 (Allsheng, КНР).

Для массового генотипирования аллельное состояние гена *HaOr7* определяли с использованием системы внутригенных ДНК-маркеров для мультиплексной классической ПЦР (Savichenko et al., 2024a) и внутригенного маркера для ПЦР в реальном времени (Savichenko et al., 2025).

Постановку и интерпретацию результатов ПЦР осуществляли по методикам, приведенным в указанных источниках. ПЦР в реальном времени проводили на приборе QuantStudio 5 (Applied Biosystems, США). Классическую ПЦР выполняли в термоциклере MiniAmp (Applied Biosystems, США) с последующим разделением продуктов ПЦР в 2 % агарозном геле в камере горизонтального электрофореза SE-2. Применение данного метода позволяло быстро и точно оценивать большие выборки растений и отбирать только гомозиготные по гену *Or7* растения на ранних этапах инбридинга. В осенне-зимний период в условиях ФТК ВНИИМК совместно с сотрудниками лаборатории иммунитета проводили оценку по методу Панченко для подтверждения результатов полевой экспресс-оценки и установления степени поражения заразой устойчивых растений на инфекционном фоне (Панченко, 1975). Для этого подсолнечник выращивали в почвенно-песчаной смеси с добавлением семян заразы смеси вирулентных рас с преобладанием расы G.

Оценку гибридов и линий на **устойчивость к основным болезням** подсолнечника проводили совместно с сотрудниками лаборатории иммунитета ВНИИМК. В полевых условиях определяли поражение ложной мучнистой росой, фомопсисом, фомозом, фузариозом, сухой гнилью, пепельной гнилью, белой гнилью, альтернариозом, ржавчиной, бактериозом. На каждой делянке определяли пораженность растений как отношение количества пораженных растений к общему количеству растений на учетной делянке, выраженное в процентах. При диагностике посевов опирались на атласы болезней подсолнечника (Лукомец и др., 2011; Лукомец и др., 2015). Для гибридов оценивали по 40 растений на делянке, для селекционных линий – 40 растений, для линий-доноров – 20 растений.

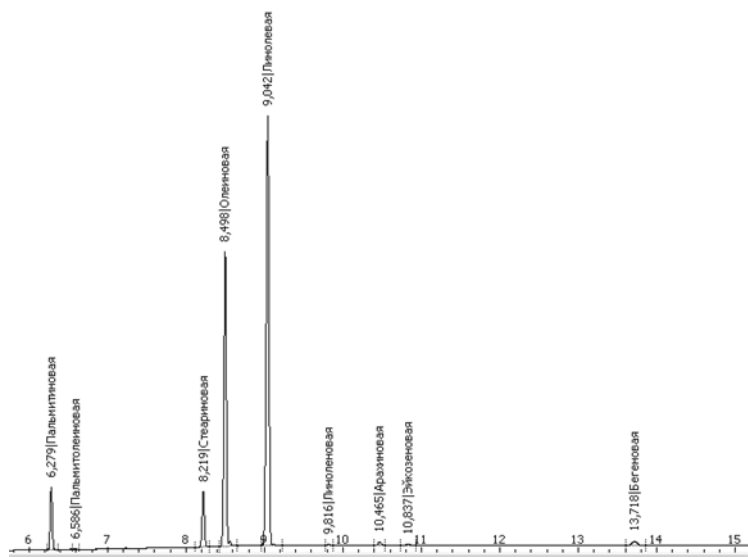
Для определения селекционно ценных признаков селекционных линий и линий-доноров обмолачивали семена 5–7 свободно цветущих растений в отдельный изолятор с каждой делянки.

Масличность семян определяли в отделе физических методов исследований ВНИИМК на ЯМР-анализаторе АМВ1006М (ГОСТ 8.597-2010).

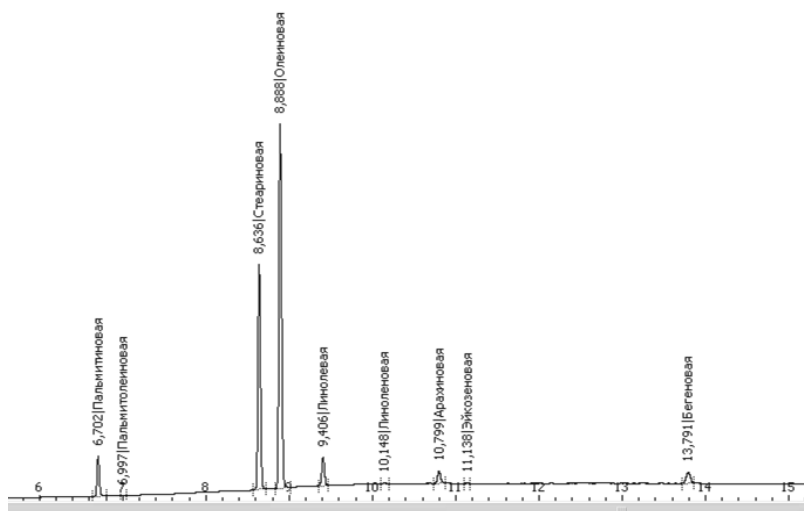
В лабораторных условиях определяли лужистость и массу 1000 семян по стандартным методикам (ГОСТ 10855-64 и ГОСТ 12042-80 соответственно). Для подсчёта выполненных семян использовали автоматический счётчик Automatic Seed Counter.

Биохимические анализы. Анализ состава десяти жирных кислот масла семян проводили на базе лаборатории биохимии с помощью газожидкостной хроматографии метиловых эфиров жирных кислот на приборе Хроматэк-Кристалл 5000 с ПИД и автоматическим дозатором ДАЖ-2М на капиллярной колонке SolGelWax 30м*0,25 мм*1,0 мкм в токе газа носителя – гелия, со скоростью 22 см/с, с программированием температуры в пределах 170–230 °С; испаритель – 250 °С, детектор – 260 °С. Получение метиловых эфиров и их хроматографирование выполняли в соответствии с нормативными методами (ГОСТ 31663-2012; ГОСТ 31665-2012). Обработку хроматограмм проводили в программе Хроматэк Аналитик (рисунок 6). Идентификацию пиков выполняли

по времени удерживания. Состав жирных кислот выражали в процентах от суммы площадей идентифицированных метиловых эфиров.



а



б

Рисунок 6 – Хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот масла из семян линий подсолнечника, а) ВК101, норма и б) ЛГ31, HSMO

Для определения состава жирных кислот в отдельных семенах использовали по 10 семян. Отдельные семечки очищали от лузги, ядра измельчали в пробирке с 20 мг Na_2SO_4 с помощью стеклянной палочки. Приливали 2,15 мл гексана. Пробирки выдерживали при комнатной температуре 60 минут, периодически встряхивая. После отбирали верхний

гексановый слой и добавляли 0,5 мл раствора KOH (3N) в метаноле. Далее содержимое хорошо перемешивали с помощью прибора Vortex Mixer. Пробирки оставляли на 15 минут для расслоения содержимого, после чего жидкость переливали в чистые пробирки через стеклянные воронки с фильтровальной бумагой и 20 мг Na₂SO₄. Содержимое пробирок выпаривали до полного испарения жидкости, после чего концентрировали в 0,6 мл гексана и отбирали в хроматографические вials пробы.

Для определения состава жирных кислот в средних пробах использовали по 15–25 семян. Семянки очищали от лузги, ядра измельчали с помощью ступки с пестиком или лабораторной мельницы. Отбирали навеску 0,2 г, приливали 2,15 мл гексана. Пробирки выдерживали при комнатной температуре 60 минут, периодически встряхивая. После отбирали верхний гексановый слой и добавляли 0,5 мл раствора KOH(3N) в метаноле. Далее содержимое хорошо перемешивали с помощью прибора Vortex Mixer. Пробирки оставляли на 15 минут для расслоения содержимого, после жидкость переливали в чистые пробирки через стеклянные воронки с фильтровальной бумагой и 20 мг Na₂SO₄. Далее отбирали в хроматографические вials 0,6 мл пробы.

На начальных этапах отбора проводили определение содержания стеариновой жирной кислоты (%) в средних пробах семян с использованием ИК-спектроскопии на приборе MATRIX-I Bruker Optics по методике, разработанной в лаборатории биохимии ВНИИМК, опубликованной в работе Ефименко и Ефименко (2018).

Наличие мутации Ol, обуславливающей высокое содержание олеиновой кислоты в масле семян подсолнечника, определяли методом ПЦР с использованием доминантного INDEL-маркера F4/R1, выявляющего частичную tandemную дупликацию в гене *FAD2-1* (Schuppert et al., 2006; Guchetl et al., 2023).

Разнокачественность жирнокислотного состава частей целого семени определяли у четырех инбредных линий с разными генотипами: BK1-клп

(LPLSHO), ЛГ36 (LPHSMO), ВК934-вс (LPMSHO) и ЛГ51 (HPHSLO). Для этого отдельные семянки были очищены от лузги и разделены на две части: зародыш и семядоли, которые анализировались отдельно (рисунок 7). Для анализа состава жирных кислот использовали средние пробы отдельных частей семени (5 штук), анализ выполняли в трехкратной повторности.



Рисунок 7 – Подготовка и нарезание семян подсолнечника для анализа
разнокачественности ЖКС частей семени
(1 – семядоли, 2 – бессемядольный зародыш)

Для точного отбора отдельных семянок с искомым соотношением жирных кислот в расщепляющемся поколении F_2 выполняли «прижизненный» анализ жирнокислотного состава. Для этого отдельные семянки разрезали на две части: зародыш с частью семядолей и дистальную часть семядолей (рисунок 8), которую очищали от лузги и анализировали с использованием газожидкостной хроматографии по методике, описанной выше.



Рисунок 8 – Подготовка и нарезание семян подсолнечника для
«прижизненного» анализа ЖКС
(1 – дистальная часть семядолей, 2 – зародыш с частью семядолей)

Зародыши проанализированных семян высевали в условиях камеры гидропоники для дальнейшего выращивания и получения семян следующего поколения инбридинга. Такой метод позволяет еще до посева провести браковку ненужных образцов, тем самым сократив объем работы и повысив эффективность и точность отбора. А в случае изучения характера наследования признаков состава жирных кислот на основе результатов «прижизненного» анализа для каждого растения описан точный жирнокислотный профиль семянки, из которой оно выращено. Это позволяет проводить определение типа наследования в ряду «родитель – потомок».

Оценка оксистабильности выполнена с помощью Ранцимат-теста при температуре 120 °C на приборе Rancimat 743 при потоке воздуха – 20 литров в час. Этот метод позволяет быстро и точно определить устойчивость масел к окислению (оксистабильность), также известную как индекс стабильности масла (ИСМ). Для исследования использовали навеску 3 г масел, полученных на лабораторном шнековом прессе прямого прессования при температуре не более 54 °C с последующей фильтрацией. Опыт выполняли в двукратной повторности. Определение йодного числа масла выполняли расчётным способом по ГОСТ 3961-2010.

Статистическую обработку результатов исследования выполняли по Б.А. Доспехову (Доспехов, 1985) с использованием программы Microsoft Excel 2016 и программной среды R версии 4.3.1. Тест на нормальность распределения с помощью критерия Шапиро-Уилка проводили с помощью функции `shapiro.test` для определения обоснованности проведения дисперсионного анализа. С использованием дисперсионного анализа (ANOVA) сравнивали средние значения, оценивали степень влияния факторов генотипа и среды на изучаемый признак. Выделение лучших образцов в сортоиспытании осуществляли по превышению $НСР_{05}$ над стандартами. Корреляционный анализ проводили с использованием коэффициента Пирсона. Значение степени доминирования изучаемых признаков рассчитывали по формуле, разработанной К. Мазером и Дж. Джинксом (1985), как отношение

h/d , где h – отклонение фенотипа F_1 от среднего (m) между ранжированными родителями P_1 и P_2 , а d – половина разности между родителями P_1 и P_2 или модуль разности любого родителя и m . Значение наследуемости определяли как квадрат коэффициента корреляции в ряду родитель-потомок (Рокитский, 1978). С помощью критерия Пирсона χ^2 проверяли соответствие экспериментальных соотношений расщепления в поколениях теоретическим моделям (Орлова, 1991; Инге-Вечтомов, 2015). Для визуализации данных использовали программу Excel и R (версии 4.3.1.).

ГЛАВА 3 СОЗДАНИЕ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА С ВЫСОКИМ СОДЕРЖАНИЕМ НАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ

3.1 Линии-доноры высокого содержания стеариновой кислоты

Создание линий-доноров с высоким содержанием стеариновой кислоты в семенах подсолнечника из гибридного источника было начато в 2018 г. Семена, гетерозиготные по признакам содержания стеариновой и олеиновой кислот, были высеяны в условиях ФТК в зимний период 2018–2019 гг. Все растения самоопыляли под индивидуальными изоляторами и убирали отдельно. В полевых условиях 2019 г. были получены семена поколения I_3 . Данные семена с использованием метода ИК-спектроскопии анализировали по содержанию стеариновой, олеиновой и линолевой жирных кислот. В 2019–2020 гг. было изучено 400 семян подсолнечника поколений I_2 и I_3 . После этого работы проводили в три этапа.

На первом этапе по результатам анализа были отобраны 17 семян с высоким уровнем стеариновой кислоты для выращивания в условиях ФТК в зимний период 2019–2020 гг. В результате были получены семена поколения I_4 трёх растений HSLO (линия ЛГ33) и семи растений HSHO (линии ЛГ31 и ЛГ32). В 2020–2024 гг. в лабораторных условиях с применением метода газожидкостной хроматографии выполнили посемяночный анализ жирнокислотного профиля по 20 семян каждого генотипа новых линий (таблица 7). Было установлено, что все линии имели повышенное содержание стеариновой кислоты, в среднем 13,6–24,2 % в разные годы, что существенно выше значений у стандартной линии ВК1-клп от 2,5 до 3,5 %. Из таблицы видно, что в результате инбридинга в каждом поколении линий ЛГ32 и ЛГ33 изменчивость по признаку содержания стеариновой кислоты снижалась. В поколении I_9 размах изменчивости сократился до 3,6–9,5 % при коэффициенте вариации 7–12 %. Наиболее высокие значения C18:0 характерны для линии

ЛГ33 в среднем около 22 %. Линия ЛГ31 во все годы исследования отличалась большой вариабельностью по содержанию С18:0 с лимитами от 9,1 до 21,7 %.

Таблица 7 – Изменчивость содержания стеариновой кислоты (%) в семенах линий ЛГ31, ЛГ32 и ЛГ33 (2020–2024 гг.)

Донор	Поколение	Год	$\bar{x}$	m_x	s_x	R	min	max	$CV, \%$
ЛГ31	I ₅	2020	18,6	0,70	3,12	13,4	9,6	23,0	17
	I ₆	2021	18,0	0,43	1,90	8,2	13,4	21,7	11
	I ₇	2022	15,4	0,66	2,96	9,3	10,3	19,6	19
	I ₈	2023	14,4	0,49	1,54	4,7	11,5	16,2	11
	I ₉	2024	13,6	1,11	3,50	12,6	9,1	21,7	26
ЛГ32	I ₅	2020	19,3	0,60	2,69	7,6	15,5	23,0	14
	I ₆	2021	18,0	0,38	1,20	4,5	15,5	19,9	7
	I ₇	2022	19,9	0,92	4,13	11,6	14,1	25,7	21
	I ₈	2023	19,9	0,74	2,44	8,8	15,4	24,3	12
	I ₉	2024	17,1	0,40	1,30	3,6	15,7	19,3	7
ЛГ33	I ₅	2020	22,6	0,78	3,50	11,8	15,5	27,3	15
	I ₆	2021	21,9	0,84	3,76	12,0	14,6	26,6	17
	I ₇	2022	21,2	0,90	4,04	15,1	13,9	29,0	19
	I ₈	2023	22,0	0,79	2,61	8,5	17,5	26,0	12
	I ₉	2024	24,2	0,94	3,00	9,5	19,2	28,7	12
ВК1-клп Б		2020	3,3	0,09	0,29	0,9	2,8	3,7	9
		2021	3,5	0,12	0,38	1,2	3,0	4,2	11
		2022	2,8	0,07	0,23	0,7	2,4	3,1	8
		2023	2,8	0,07	0,23	0,7	2,4	3,1	8
		2024	2,5	0,18	0,50	1,8	1,7	3,5	22

НСР₀₅

1,7

Линии ЛГ31 и ЛГ32 содержали в среднем от 71,0 до 75,4 % олеиновой кислоты в поколении I₉ при слабом коэффициенте вариации 2–5 % (таблица 8). Очевидно, что наличие высокого содержания стеариновой кислоты не позволяет фенотипически проявляться мутации высокоолеиновости с максимальной экспрессивностью. В генотипе линии ЛГ33 нет мутации высокоолеиновости, вследствие чего доля стеариновой кислоты выше, чем в ЛГ31 и ЛГ32, а содержание олеиновой кислоты не превышает 20 %.

Таблица 8 – Изменчивость содержания олеиновой кислоты (%) в семенах линий ЛГ31, ЛГ32 и ЛГ33 (2020–2024 гг.)

Донор	Поклоение	Год	$\bar{x}$	m_x	s_x	R	min	max	$CV, \%$
ЛГ31	I ₅	2020	70,5	0,65	2,90	12,4	66,7	79,0	4
	I ₆	2021	72,4	0,49	2,19	10,0	67,5	77,6	3
	I ₇	2022	73,8	0,73	3,27	11,3	67,6	78,9	4
	I ₈	2023	74,6	0,54	1,72	5,3	71,8	77,1	2
	I ₉	2024	75,4	1,25	3,94	14,0	67,1	81,1	5
ЛГ32	I ₅	2020	56,7	4,54	20,3	62,4	9,3	71,8	36
	I ₆	2021	71,7	0,43	1,40	5,4	68,7	74,1	2
	I ₇	2022	65,8	1,84	8,20	28,6	46,7	75,3	13
	I ₈	2023	66,7	0,63	2,10	7,3	62,6	69,9	3
	I ₉	2024	71,0	0,46	1,50	4,2	68,7	72,9	2
ЛГ33	I ₅	2020	11,4	0,41	1,85	6,2	9,5	15,7	16
	I ₆	2021	19,2	1,76	7,86	32,0	11,9	43,9	41
	I ₇	2022	16,9	0,90	4,02	13,6	10,2	23,8	24
	I ₈	2023	16,4	0,84	2,77	7,5	13,4	20,9	17
	I ₉	2024	13,5	0,57	1,80	5,1	11,4	16,5	13
ВК1-клп Б		2020	90,0	0,21	0,65	2,1	88,8	90,9	1
		2021	89,8	0,18	0,57	1,6	89,2	90,8	1
		2022	89,4	0,64	2,03	6,4	85,6	92,0	2
		2023	88,0	0,19	0,60	1,8	86,8	88,6	1
		2024	87,8	0,41	1,20	4,1	85,4	89,5	1
НСР ₀₅			2,6						

На втором этапе в результате скрининга линий генетической коллекции ВНИИМК была выявлена линия ВК276, в отдельных семенах которой в 2020 г. наблюдали широкую изменчивость содержания стеариновой кислоты – от 5,3 до 16,2 %. В результате самоопыления и внутрилинейного отбора отдельных корзинок в 2020–2021 гг. была получена семья, которая, в отличие от исходной линии ВК276, имела стабильно повышенное содержание стеариновой кислоты – 14,1 % при CV = 10 % (таблица 9). По содержанию олеиновой кислоты также была отмечена изменчивость в диапазоне от 20,0 до 53,4 % при CV = 27 % в 2020 г. После отбора интервал сократился, а коэффициент вариации снизился до 9 %, что говорит о слабой изменчивости по признакам содержания стеариновой и олеиновой жирных кислот в отобранном образце. На основании полученных данных эту семью выделили в отдельную константную линию под названием ЛГ35.

Таблица 9 – Изменчивость содержания стеариновой и олеиновой жирных кислот (%) в семенах линии ЛГ35 (2020–2022 гг.)

Год	$\bar{x}$	m_x	s_x	R	min	max	CV, %
Стеариновая кислота							
2020	11,6	0,71	3,16	10,9	5,3	16,2	27
2021	10,1	0,81	3,25	10,4	3,42	13,8	32
2022	14,1	0,46	1,45	4,7	11,9	16,6	10
Олеиновая кислота							
2020	42,4	2,58	11,55	33,4	20,0	53,4	27
2021	40,7	2,99	11,95	36,7	14,6	51,3	29
2022	45,8	1,26	3,99	12,6	38,3	50,9	9

На третьем этапе в поколении I_4 после самоопыления исходного гибрида с использованием метода ИК-спектрометрии было проанализировано 280 отдельных семян из 28 корзинок. Из них было отобрано 18 семей для посева. Потомства этих семей были изучены по содержанию стеариновой и олеиновой жирных кислот, а также отобраны по комплексу морфологических особенностей растений. В 2022 г. в поколении I_6 по результатам анализа ЖКС было выделено девять семей (таблица 10) с определённым содержанием кислот: стеариновой – не менее 15 %, олеиновой – более 60 % и линолевой – менее 5,5 %.

В 2023 г. при самоопылении этих семей были получены семена поколения I_7 . Данные семена были проанализированы по составу ЖКС, все линии показали содержание стеариновой кислоты не менее 15 %. Однако наибольший интерес представляли образцы под номерами 1195, 1196, 1197, 1198 и 1199, так как они имеют более высокое содержание стеариновой кислоты (около 19 %) на высокоолеиновом фоне (около 65 %) по сравнению с ранее выделенными линиями ЛГ31 и ЛГ32. При этом наблюдается также низкое содержание линолевой кислоты от 1,2 до 4,9 %. Кроме того, данные образцы имеют рецессивное ветвление. Образцы под номерами 1200, 1201 и 1202 из дальнейшей работы были выбракованы по морфологическим признакам и низкой пыльцевой продуктивности.

Таблица 10 – Содержание основных жирных кислот (%) в масле средней пробы семян высокостеариновых доноров в поколении I₆–I₇, %

Поколение I ₆ , урожай 2022 г.						Поколение I ₇ , урожай 2023 г.				
Номер образца	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2		Номер образца	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2
278p4	4,8	15,5	73,9	1,7	→	1194p1	5,1	17,3	71,4	1,6
279p1	5,7	20,7	63,2	6,1	→	1195p2	6,0	19,2	65,7	4,9
279p2	5,6	20,4	64,1	5,3	→	1196p1	6,0	20,1	66,2	3,1
279p3	5,8	23,4	60,6	5,3	→	1197p2	6,9	21,0	62,7	4,2
281p1	5,9	21,1	66,7	2,6	→	1198p1	6,2	21,7	65,5	1,9
281p2	6,2	19,9	68,4	1,5	→	1199p3	6,3	20,9	66,8	1,3
284p1	5,6	15,3	72,0	2,9	→	1200p2	6,3	15,8	70,9	2,9
284p2	5,7	16,8	69,7	3,5	→	1201p1	6,7	20,1	61,8	7,0
284p3	5,3	15,8	71,7	2,7	→	1202p2	6,5	16,8	68,7	3,0

В результате постоянного контроля уровня C18:2 по средним пробам семян отдельных растений и отбора только корзинок с максимальным содержанием C18:0 и C18:1 (приложение В) были получены линии с наиболее желаемым соотношением основных жирных кислот. Этим линиям были присвоены названия ЛГ34 (образец №1195), ЛГ36 (образец №1196), ЛГ37 (образец №1197) и ЛГ38 (образец №1198).

Также в 2023–2025 гг. был выполнен скрининг отдельных семян доноров ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 поколений I₆–I₈ для определения размаха изменчивости содержания основных жирных кислот (приложение Г). Было установлено, что все семянки имели стабильно высокое содержание стеариновой кислоты. В результате отбора отдельных растений и самоопыления в каждом поколении коэффициент вариации снизился до 6–8 % к 2025 г. В среднем линии показывали 17,8–22,6 % C18:0 в разные годы исследований, что в 6–8 раз выше показателей содержания C18:0 в семенах стандартной линии ВК1-клп (таблица 11). Также было установлено, что минимальное значение доли стеариновой кислоты в отдельных семенах не снижалась ниже 14,8 %, а максимальное значение достигало 25,5 %.

Таблица 11 – Изменчивость содержания стеариновой кислоты (%) в семенах линий-доноров ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 (2023–2025 гг.)

Донор	Поклоение	Год	$\bar{x}$	m_x	s_x	R	min	max	CV, %
ЛГ34	I ₆	2023	18,95	0,44	1,39	5,30	17,21	22,51	7
	I ₇	2024	17,81	0,43	1,37	4,31	14,78	19,09	8
	I ₈	2025	20,89	0,51	1,61	4,92	17,90	22,82	8
ЛГ36	I ₆	2023	19,65	0,35	1,12	3,13	17,98	21,11	6
	I ₇	2024	19,08	0,47	1,49	4,90	16,11	21,01	8
	I ₈	2025	22,59	0,51	1,62	4,36	20,62	24,98	7
ЛГ37	I ₆	2023	21,69	0,97	3,06	9,45	16,29	25,74	14
	I ₇	2024	19,74	0,69	2,19	5,96	16,45	22,41	11
	I ₈	2025	21,25	0,43	1,36	3,69	19,20	22,89	6
ЛГ38	I ₆	2023	20,77	0,75	2,37	8,36	17,11	25,47	11
	I ₇	2024	20,48	0,49	1,56	5,19	18,60	23,79	8
	I ₈	2025	21,25	0,43	1,36	3,69	19,20	22,89	6
ВК1-клп Б		2023	3,80	0,17	0,54	1,90	2,80	4,70	14
		2024	2,50	0,18	0,55	1,8	1,7	3,5	22
		2025	3,30	0,19	0,53	1,85	2,27	4,12	16

НСР₀₅ 1,47

По содержанию олеиновой кислоты все линии в поколении I₇–I₈ имели слабую изменчивость (CV = 2–3 %), а средний уровень C18:1 составил 64,4–66,7 % в 2025 г. (таблица 12), что на 20–23 % ниже, чем у высокоолеиновой линии ВК1-клп.

Содержание пальмитиновой кислоты в семенах данных линий-доноров варьировало в пределах 4,4–6,4 %, а уровень линолевой жирной кислоты в семенах поколений I₇ и I₈ не превышал 3,6 %.

Также, в отличие от контрольной линии ВК1-клп, в семенах новых доноров содержание минорных насыщенных жирных кислот – арахидовой и бегеновой – было существенно выше. Так, в семенах линии ВК1-клп на долю C20:0 приходится в среднем 0,31–0,43 %, а на долю C22:0 – 0,83–1,25 %, а в семенах линий ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 содержалось в среднем 1,49–1,86 % C20:0 и 1,94–2,98 % C22:0.

Таблица 12 – Изменчивость содержания олеиновой кислоты (%) в семенах линий-доноров ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 (2023–2025 гг.)

Донор	Поколение	Год	$\bar{x}$	m_x	s_x	R	min	max	CV, %
ЛГ34	I ₆	2023	65,89	1,77	5,59	20,36	50,41	70,77	8
	I ₇	2024	69,05	0,38	1,19	3,70	66,80	70,50	2
	I ₈	2025	64,48	0,67	2,12	6,08	61,89	67,97	3
ЛГ36	I ₆	2023	66,18	0,53	1,68	5,82	61,97	67,79	3
	I ₇	2024	68,07	0,35	1,11	3,80	66,73	70,53	2
	I ₈	2025	65,17	0,50	1,57	4,51	62,65	67,16	2
ЛГ37	I ₆	2023	60,59	1,60	5,07	17,51	51,28	68,79	8
	I ₇	2024	65,70	0,49	1,55	4,87	63,57	68,44	2
	I ₈	2025	65,17	0,50	1,57	4,51	62,65	67,16	2
ЛГ38	I ₆	2023	65,80	0,83	2,61	9,72	58,83	68,55	4
	I ₇	2024	67,05	0,48	1,51	4,89	63,90	68,79	2
	I ₈	2025	66,70	0,52	1,63	4,56	64,61	69,17	2
ВК1-клп Б		2023	88,00	0,19	0,60	1,80	86,80	88,60	1
		2024	87,80	0,41	1,24	4,1	85,4	89,5	1
		2025	88,16	0,29	0,82	2,93	86,83	89,76	1

НСР₀₅ 1,97

3.2 Характеристика селекционно ценных признаков у линий-доноров высокого содержания стеариновой кислоты

Все новые доноры высокого содержания стеариновой кислоты были оценены по основным селекционно ценным признакам. Линии ЛГ31, ЛГ33 и ЛГ35 были однокорзиночными, а линии ЛГ32, ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 – ветвистыми. Также проведены тест-скрещивания линий ЛГ31, ЛГ32, ЛГ33, ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 с однокорзиночной ЦМС-линией для выявления наличия гена *Rf* и определения типа наследования признака ветвления. В 2021 и 2024 гг. в полевых условиях были посеяны гибридные семена. В результате все растения F₁ оказались фертильными и однокорзиночными, что говорит о наличии гена восстановителя фертильности пыльцы у всех изучаемых линий и рецессивном типе наследования ветвления. Линия ЛГ35 была отобрана из селекционной материнской линии, поэтому она не несет гена *Rf*.

Высота растений в среднем за годы изучения изменялась от 79 до 120 см (таблица 13 и 14). Диаметр корзинки для однокорзиночных форм составил в среднем 16–19 см, для ветвистых – 8–11 см.

Таблица 13 – Селекционно ценные признаки линий-доноров признака высокостеариновости ЛГ31, ЛГ32 и ЛГ33 (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, х. Октябрьский, 2022–2023 гг.)

Донор	Высота растения, см	Диаметр корзинки, см	Масличность семян, %	Лузжистость семян, %	Масса 1000 семян, г
ЛГ31	113	19	31,0	27,4	53,4
ЛГ32	102	16	35,3	21,9	26,5
ЛГ33	120	19	28,3	25,6	46,8
ВК101-зу (st)	113	23	41,2	27,7	65,0
НСР ₀₅	7	3			

Таблица 14 – Селекционно ценные признаки линий-доноров признака высокостеариновости ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, х. Октябрьский, 2024–2025 г.)

Донор	Высота растения, см	Диаметр корзинки, см	Масличность семян, %	Лузжистость семян, %	Масса 1000 семян, г
ЛГ34	107	9	42,2	24,5	24,5
ЛГ36	109	11	41,9	24,6	25,4
ЛГ37	99	10	38,0	27,3	24,1
ЛГ38	79	11	48,7	25,0	20,7
ВК305 (st)	138	10	51,6	21,2	31,2
НСР ₀₅	6	2			

Масличность всех доноров была ниже, чем у контрольных селекционных линий, только у трех линий – ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ38 – масличность была выше 40 %. По массе 1000 семян все доноры также были более мелкосемянными. Лузжистость семян составляла от 18,7 до 29,6 %.

Для всех ветвистых форм характерен верхушечный тип ветвления (рисунок 9). Однако длина, расположение и облиственность боковых ветвей разные. Особенно явно отсутствие листьев в верхней части растения отмечено

у линий ЛГ32, ЛГ36 и ЛГ38, а у линии ЛГ37 крупные листья расположены по всей длине основного стебля и на боковых ветвях.



ЛГ32



ЛГ34



ЛГ35



ЛГ36



ЛГ37



ЛГ38

Рисунок 9 – Растения высокостеариновых линий-доноров подсолнечника биохимической коллекции ВНИИМК

Листья у всех линий, кроме ЛГ32, имеют зеленую окраску и пузырчатость средней степени. Для линии ЛГ32 характерны светло-зеленые листья со слабой пузырчатостью. Для линии ЛГ38 характерны сжатые центральная и боковые корзинки. В Приложении Д представлены фотографии растения и корзинки в стадии технической спелости, соцветия в фазе цветения, листа и семян.

Линии-доноры высокоолеиновости ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37, ЛГ38 испытывали в качестве отцовского компонента гибридов с тремя материнскими высокостеариновыми высокоолеиновыми линиями ВК101-вс, ЛГ56-вс и ЛГ57-вс (приложение Е). Испытания проводили в течение двух лет в полевых условиях на четырехрядных делянках. В опыте учитывали фенологические фазы, измеряли высоту растений, диаметр корзинки. Для оценки продуктивности каждого гибрида измеряли биологическую урожайность 10 отдельных типичных растений на двух центральных рядах опытной делянки. Кроме того, для каждой гибридной комбинации была выполнена фитопатологическая оценка. Также в лабораторных условиях определили масличность, лузжистость и массу 1000 гибридных семян. В качестве стандарта использовали первый в России высокостеариновый гибрид подсолнечника Стеарин.

В результате испытаний гибридов установили, что период всходы-цветение в среднем за два года составил от 59 до 63 дней. Высота растений варьировала от 130 до 184 см. При этом в 2025 г. растения всех гибридов были значительно выше показателей 2024 г., что обусловлено различными условиями влагообеспеченности в период вегетации подсолнечника. Однако, в оба года исследований самыми высокими были растения комбинации ВК101-вс А × ЛГ34, а самыми низкими – ВК101-вс А × ЛГ38. Диаметр корзинок в среднем за два года составил от 18 до 26 см по всем гибридам.

Одним из главных признаков при оценке данных гибридов был жирнокислотный состав. Наиболее высокие показатели по содержанию стеариновой кислоты (16,9–18,3 %) при высоком уровне олеиновой кислоты

(65,4–69,5 %) показали гибридные комбинации материнской линии ЛГ57-вс и доноров ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37.

Продуктивность гибридов в 2024 г. достоверно не превышала показатель гибрида Стеарин (3,1 т/га), а для комбинаций ВК101-вс А × ЛГ34 и ЛГ56-вс А × ЛГ34 биологическая урожайность была значимо ниже и составила 1,7–2,4 т/га. Наиболее высокое значение было установлено для комбинации ВК101-вс А × ЛГ38 – 3,7 т/га. В 2025 г. лишь одна комбинация ЛГ56-вс А × ЛГ34 показала значимое превышение стандарта по урожайности, однако с учетом низкой урожайности данной комбинации в 2024 г. данный гибрид будет испытан в дальнейшем по методике КСИ. Наиболее стабильные показатели по урожайности за два года исследований показал гибрид ВК101-вс А × ЛГ38 (3,6 т/га).

Однако несмотря на приемлемые показатели по урожайности, все испытанные комбинации показали низкий уровень масличности (<44 %). Данный факт не позволяет рекомендовать данные гибриды для передачи на государственное сортоиспытание, а линии ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37, ЛГ38 могут быть использованы только в качестве доноров признаков высокостеариновости и высокоолеиновости при создании новых отцовских линий гибридов подсолнечника с измененным качеством масла, но не в качестве родительских компонентов коммерческих гибридов.

В результате шестилетней работы созданы восемь новых линий с высоким содержанием стеариновой кислоты, шесть из которых – на высокоолеиновом фоне. Отобранная однокорзиночная линия закрепитель стерильности ЛГ35 с повышенным содержанием стеариновой кислоты может быть исходным материалом для селекции материнских линий гибридов подсолнечника. Также было установлено, что в отдельных семянках данных линий уровень стеариновой кислоты доходит до 25,7 % на высокоолеиновом фоне. Данный факт показывает высокий потенциал для отбора по данному признаку.

Линии с вышеописанным жирнокислотным составом масла семян в генетической коллекции ВНИИМК ранее отсутствовали.

3.3 Линии-доноры высокого содержания насыщенных жирных кислот

В 2020 г. было выполнено скрещивание высокопальмитиновой среднеолеиновой линии ВК876-НРМО, полученной во ВНИИМК ранее (Ефименко, 2007), и растения с высоким содержанием стеариновой и олеиновой жирных кислот, отобранного в поколении I_2BC_1 при создании линии ВК101-вс. Линия ВК876-НРМО содержала $C_{16:0}$ – 28,4 %, $C_{18:0}$ – 1,8 %, $C_{18:1}$ – 61,4 % и $C_{18:2}$ – 2,3 %. Второй компонент скрещивания содержал до 13,9 % $C_{18:0}$, а также повышенное содержание олеиновой кислоты. В первом гибридном поколении семена имели нормальный фенотип по содержанию $C_{16:0}$ и $C_{18:0}$, за счет чего наблюдалось высокое содержание $C_{18:1}$ (82,4 %).

В 2021 г. в полевых условиях путем самоопыления растений F_1 были получены семена I_1F_1 (F_2). В лабораторных условиях с использованием метода газожидкостной хроматографии метиловых эфиров жирных кислот было проанализировано по содержанию жирных кислот 120 «половинок» семян (апикальной части семядолей) поколения I_1F_1 . На основании полученных данных были отобраны 10 жизнеспособных зародышей с новыми вариантами соотношения насыщенных и ненасыщенных жирных кислот для посева в 2022 г. Среди них четыре образца содержали повышенное количество олеиновой кислоты, три образца содержали более 10 % пальмитиновой кислоты, восемь – более 10 % стеариновой кислоты (таблица 15).

Из посеянных семян выжили и сформировали урожай только три растения под номерами 6, 7 и 8. Семена I_2F_1 всех трех растений отличались повышенным или высоким содержанием насыщенных жирных кислот, а также высоким содержанием линолевой кислоты (58–66 %), что говорило об отсутствии мутации *Ol* в их генотипе (приложение Ж).

Семена данных растений были высеяны в полевых условиях в 2023 г., самоопылены, и получены семена I_3F_1 с 20 растений. Жирнокислотный состав масла семян всех растений, так же как и в предыдущем поколении, характеризовался высоким содержанием пальмитиновой, стеариновой и

линолевой жирных кислот (приложение Ж). Наиболее высокими значениями суммы насыщенных жирных кислот (более 30 %) отличались образцы – 1170p2, 1170p3, 1170p4, 1170p5, 1171p6, 1171p8, 1171p9; более 27,9 % – 1170p1, 1171p2, 1171p3. Семена всех 10 отобранных образцов высеяли в полевых условиях 2024 г.

Таблица 15 – Содержание основных жирных кислот в семядолях семян подсолнечника поколения I₁F₁, отобранных для посева

№ семянки	Массовая доля содержания основных жирных кислот, %			
	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2
1	11,41	15,07	29,41	40,70
2	9,54	9,23	70,91	1,43
3	9,42	10,99	73,88	1,81
4	12,25	7,53	75,08	1,55
5	8,00	19,11	41,83	27,14
6	11,02	13,65	14,78	57,70
7	9,38	20,63	15,75	50,60
8	8,82	20,42	27,05	40,02
9	6,95	21,36	36,13	21,43
10	9,64	18,04	60,33	7,10

В 2024 г. на каждой делянке изолировали и самоопыляли от пяти до 10 растений. В результате анализа получили данные о жирнокислотном профиле 37 растений I₄F₁ в средних пробах. Для всех растений установлено высокое содержание пальмитиновой (7,8–21,0 %) и стеариновой (9,7–21,2 %) насыщенных жирных кислот, а также линолевой (>41,4 %) ненасыщенной жирной кислоты (приложение Ж).

По сумме насыщенных жирных кислот выделили образцы со значением более 35 %: 124p1, 126p1, 126p3, 126p4, 126p5, 128p1, 133p4, 133p5, 134p2, и от 30 до 35 %: 124p2, 124p4, 125p2/1, 125p3, 125p5, 126p2, 128p3, 131p2, 131p6, 133p1, 133p2, 133p3, 134p2, 134p3, 134p4, 134p5. Из каждой группы были отобраны лучшие по завязываемости корзинки для дальнейшей селекционной работы.

Всего 14 образцов поколения I_4F_1 было высеяно в 2025 г. На каждой делянке самоопылили от двух до шести отдельных растений, для каждого из которых выполнили анализ состава жирных кислот в средней пробе семян. Всего было проанализировано 55 проб отдельных растений (приложение Ж).

Потомства образцов 124p1, 126p1, 128p3, 133p4, 134p2 имели содержание насыщенных жирных кислот выше 34 % во всех растениях, что в 2,5–2,7 раза выше, чем в линии ВК101 с традиционным содержанием ЖК. Данные образцы были включены в биохимическую коллекцию: 126p1 – ЛГ51, 124p1 – ЛГ52, 128p3 – ЛГ53, 133p4 – ЛГ54 и 134p2 – ЛГ55.

В поколении I_5F_1 новые линии имели разное соотношение ЖК (рисунок 10). Так, у линий ЛГ51 и ЛГ53 преобладающей насыщенной жирной кислотой является пальмитиновая с содержанием 20,65 и 19,93 % соответственно, при среднем и высоком уровне стеариновой кислоты – 11,24 и 13,98 %. У линии ЛГ54 среди насыщенных жирных кислот большую долю занимала стеариновая (19,0 %) при среднем уровне пальмитиновой (12,7 %). А линии ЛГ52 и ЛГ55 обладали почти равным содержанием основных насыщенных кислот $C_{16:0}$ и $C_{18:0}$ (18,4 + 15,6 % и 17,3 + 15,1 % соответственно). Кроме того, линия ЛГ54 отличалась бóльшим содержанием олеиновой кислоты (20,64 %) в сравнении с остальными линиями, в составе масла которых ее доля не превышала 13,2 %. Все линии относились к т.н. линолевому типу, так как $C_{18:2}$ составляла 44,2–54,1 %.

Кроме того, выполнили скрининг содержания жирных кислот в 10 отдельных семянках в корзинках каждого образца в поколениях I_4F_1 и I_5F_1 (таблица 16). Установлено, что выделенные доноры отличаются от линий-стандартов ВК101 и ВК1-клп не только содержанием основных жирных кислот, но и содержанием минорных ЖК.

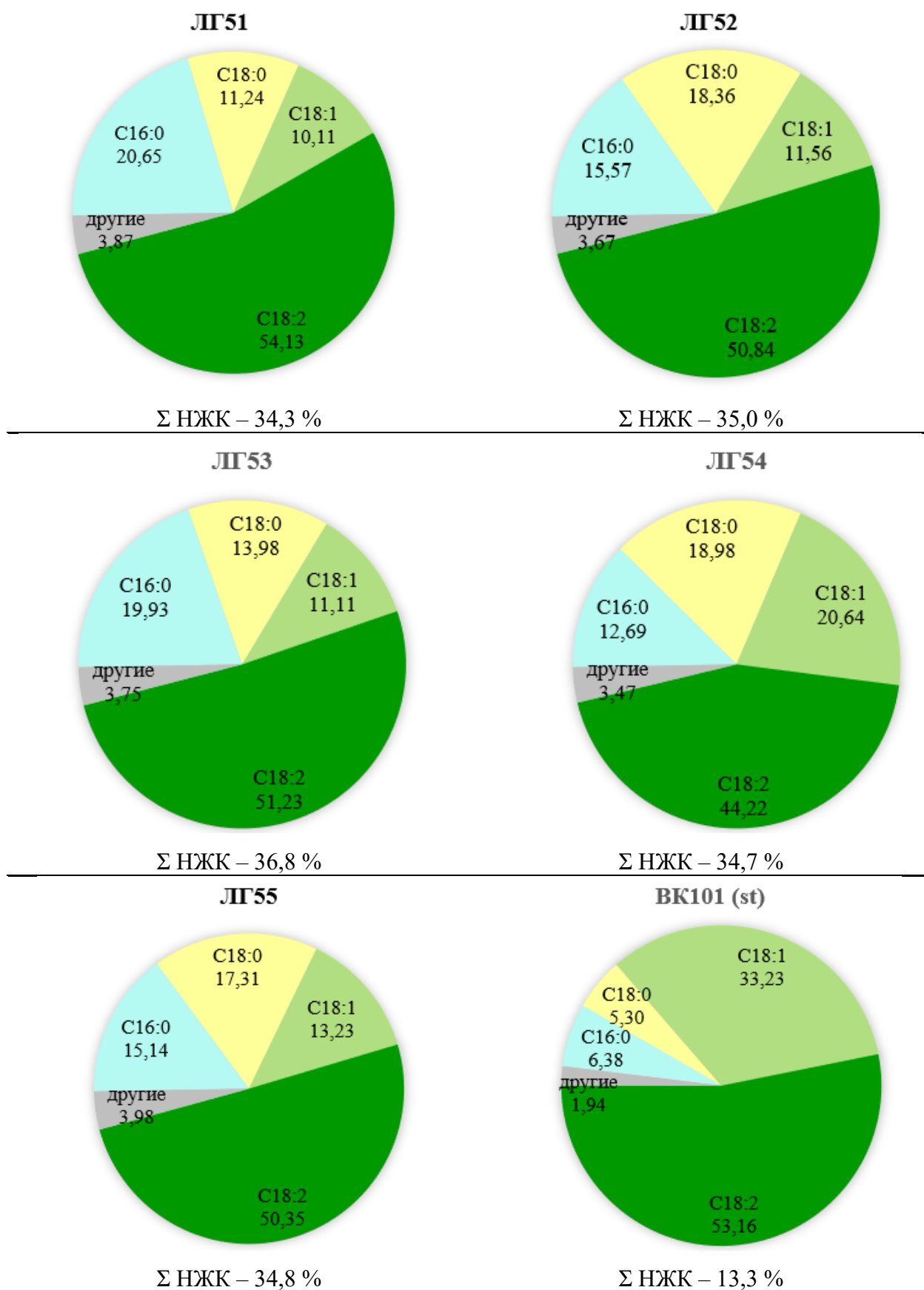


Рисунок 10 – Жирнокислотный состав (%) доноров высокого содержания насыщенных кислот (2025 г.)

Таблица 16 – Жирнокислотный состав семян подсолнечника доноров высокого содержания насыщенных жирных кислот (2024–2025 гг.)

Линия	Поклоение	Среднее содержание жирной кислоты, %										
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0	Σ НЖК
ЛГ51	I ₄	20,38	0,48	12,80	14,36	48,73	0,05	0,98	0,04	1,82	0,35	36,34
	I ₅	20,65	0,68	11,24	10,11	54,13	0,08	0,90	0,08	1,70	0,44	34,93
ЛГ52	I ₄	19,73	0,56	16,08	13,33	46,79	0,08	1,25	0,06	1,72	0,40	39,18
	I ₅	15,57	0,32	18,36	11,56	50,84	0,08	1,23	0,04	1,59	0,42	37,17
ЛГ53	I ₄	21,63	0,77	11,20	8,25	55,12	0,08	0,93	0,17	1,54	0,31	35,61
	I ₅	19,93	0,52	13,98	11,11	51,23	0,06	1,04	0,08	1,63	0,43	37,01
ЛГ54	I ₄	16,60	0,38	18,85	16,78	44,09	0,05	1,23	0,04	1,65	0,33	38,67
	I ₅	12,69	0,19	18,98	20,64	44,22	0,04	1,28	0,06	1,59	0,32	34,86
ЛГ55	I ₄	14,92	0,28	18,28	11,42	51,86	0,06	1,26	0,08	1,57	0,27	36,30
	I ₅	15,14	0,29	17,31	13,23	50,35	0,06	1,31	0,07	1,92	0,32	36,00
ВК1-клп (st)		4,11	0,22	2,50	87,83	3,23	0,11	0,31	0,36	0,84	0,49	8,25
ВК101 (st)		6,38	0,10	5,30	33,23	53,16	0,06	0,39	0,12	0,94	0,32	13,33
HCP ₀₅		4,47	0,30	3,66	2,91	3,90	0,02	0,21	0,03	0,24	0,09	3,93

Так, линии ЛГ51 и ЛГ53 показали достоверное превышение содержания пальмитолеиновой кислоты, что обусловлено высоким содержанием пальмитиновой кислоты в их семенах. Однако в сравнении с линиями, обладающими только мутацией высокопальмитиновости, накопление C16:1 значительно ниже за счет наличия в генотипе новых линий генов, контролирующих высокое содержание стеариновой кислоты.

Уровень линоленовой кислоты у всех доноров близок к ее содержанию в масле семян стандарта ВК101, в то время как у высокоолеиновой линии ВК1-клп C18:3 выше на 0,3–0,7 %. Все новые линии значимо превышают линии-стандарты по содержанию арахисовой и бегеновой ЖК (в 3–4 раза). Как было описано в главе 3.7, содержание данных кислот тесно связано с признаком высокостеариновости ($r = 0,97$ и $0,79$ соответственно). При этом уровень эйкозеновой кислоты в масле семян доноров достоверно ниже уровня стандартных линий.

Новые линии ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ54 и ЛГ55 не имеют ветвления (рисунок 11). В результате тест-скрещиваний с ЦМС-линиями было установлено отсутствие гена восстановления фертильности пыльцы *Rf* в генотипе всех линий.



Рисунок 11 – Растения линий ЛГ52, ЛГ54 и ЛГ55 в фазе цветения

Ранее в генетической коллекции ВНИИМК не содержалось линий с подобным жирнокислотным составом и таким высоким содержанием одновременно двух главных насыщенных жирных кислот – пальмитиновой и стеариновой. Линии ЛГ52, ЛГ54 и ЛГ55 содержат примерно равное количество стеариновой и олеиновой жирных кислот с небольшим преобладанием одной из них, что говорит о возможности фенотипического проявления признаков высокопальмитиновости и высокостеариновости в одном генотипе, в отличие от линий CAS-18 и CAS-31, которые показывали высокое содержание одной из насыщенных жирных кислот и несколько повышенное относительно нормы содержание другой НЖК (Serrano-Vega et al., 2005).

3.4 Фенотипическая изменчивость содержания основных жирных кислот в семенах линий-доноров

Определение влияния условий выращивания на жирнокислотный состав масла семян растений линий ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 проводили в полевых условиях в течение двух лет. В двух циклах гидропоники (ГП4 и ГП6) также были выращены растения тех же линий. При этом в ГП4 и полевых условиях 2024 г. выращивали растения из потомства одного растения I₇ урожая 2023 г., а растения в ГП6 выращивали из семян растения I₈, которое было отобрано для изучения в 2024 г. Был выполнен анализ семян подсолнечника каждой генерации с использованием метода хроматографии метиловых эфиров в отдельных семенах (по 10 шт.) каждой изучаемой линии (таблица 17).

Таблица 17 – Содержание основных жирных кислот (%) в масле семян линий-доноров ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 при выращивании в различных условиях

Жирная кислота	Поле, 2023 г.			Поле, 2024 г.			ГП4			ГП6			НСР ₀₅
	$\bar{x}$	<i>min</i>	<i>max</i>	$\bar{x}$	<i>min</i>	<i>max</i>	$\bar{x}$	<i>min</i>	<i>max</i>	$\bar{x}$	<i>min</i>	<i>max</i>	
	ЛГ34												
C16:0	6,4	5,8	7,4	5,8	5,4	6,2	5,1	4,9	5,5	4,9	4,5	5,1	0,3
C18:0	17,3	16,0	18,4	17,8	14,8	19,1	29,9	26,1	34,4	28,8	27,1	31,1	1,4
C18:1	65,2	51,7	70,3	69,1	66,8	70,5	52,3	32,6	58,1	53,2	34,1	59,0	5,1
C18:2	6,4	2,4	18,3	3,0	2,1	4,2	7,4	2,4	32,1	7,5	3,0	25,2	4,9
ЛГ36													
C16:0	6,0	5,6	6,2	5,8	5,2	6,7	5,6	5,3	6,1	3,7	2,6	4,6	0,4
C18:0	19,7	18,0	21,1	19,1	16,1	21,0	31,0	29,1	33,6	30,2	26,6	34,4	1,5
C18:1	66,2	62,0	67,8	68,1	66,7	70,5	51,5	45,5	56,1	50,5	38,8	58,4	1,3
C18:2	3,5	2,1	9,0	2,5	1,9	4,0	6,1	3,5	10,9	10,2	4,1	18,3	2,3
ЛГ37													
C16:0	6,9	6,4	7,6	6,4	5,9	7,2	6,3	5,8	6,8	5,9	4,9	6,8	0,4
C18:0	21,7	16,3	25,7	19,7	16,5	22,4	29,9	24,1	32,2	33,3	28,5	37,4	2,4
C18:1	60,6	51,3	68,8	65,7	63,6	68,4	49,0	44,9	53,3	43,1	26,8	53,4	4,4
C18:2	5,1	2,7	15,6	3,2	2,4	5,7	8,4	4,4	16,9	12,1	5,5	24,8	3,6

После определения состава жирных кислот в отдельных семенах было установлено, что значения содержания стеариновой и олеиновой кислот достоверно различались в семенах растений, выращенных в полевых условиях и в камере гидропоники (таблица 17, рисунок 12). Кроме того, для линии ЛГ37 также наблюдали значимые отличия по содержанию стеариновой кислоты в двух поколениях в гидропонике.

Для всех трех линий изменение соотношения жирных кислот имело сходное направление (рисунок 12). Так, в условиях гидропоники уровень стеариновой и линолевой кислот увеличивался, а содержание олеиновой кислоты снижалось. При этом уровень пальмитиновой кислоты был более стабильным.

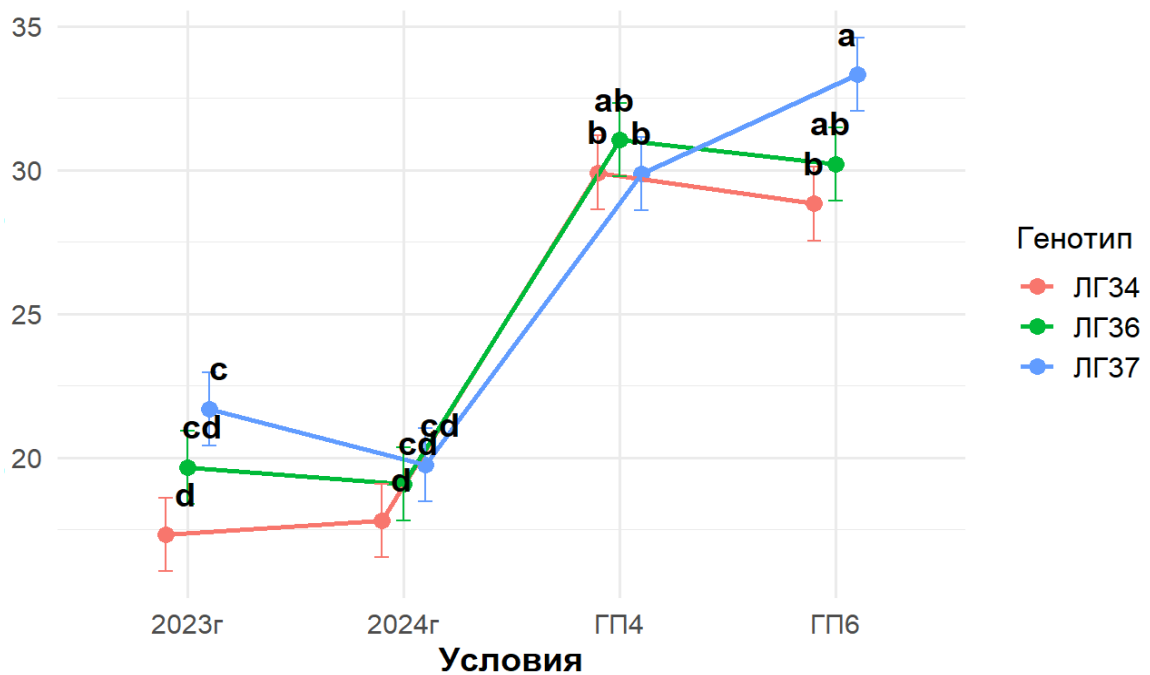


Рисунок 12 – Распределение генотипов по содержанию стеариновой кислоты при выращивании в полевых и гидропонных (ГП) условиях ($p < 0,05$)

Для линии ЛГ34 в семенах поколения I_8 , выращенных в различных условиях, разность значений по стеариновой кислоте составляла 12,1 %, по олеиновой кислоте – 16,8 %, а по пальмитиновой и линолевой кислотам была незначительной (рисунок 13). В ГП4 у линии ЛГ36 увеличилось содержание

стеариновой кислоты на 11,9 %, линолевой на 3,6 %, а уровень олеиновой снизился на 16,6 %. Сходные значения разности в жирнокислотном составе установлены и для линии ЛГ37, уровень стеариновой кислоты увеличивался в условиях гидропоники до 10,2 %, олеиновая кислота снизилась на 16,7 %, а линолевая кислота увеличивалась на 5,2 %. Достоверное снижение содержания пальмитиновой кислоты на 0,7 % установлено только для линии ЛГ34.

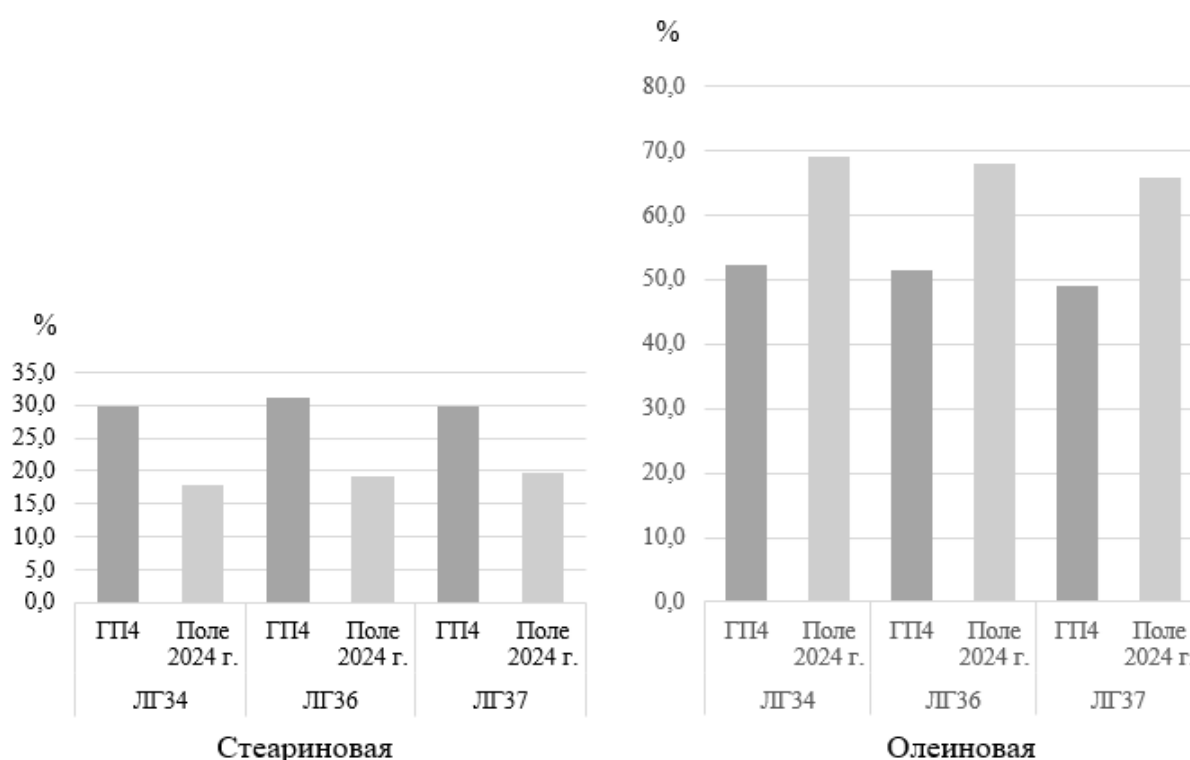


Рисунок 13 – Разность содержания по стеариновой и олеиновой жирным кислотам в семенах линий ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 поколения I₈ при выращивании в полевых и гидропонных (ГП) условиях

С использованием двухфакторного дисперсионного анализа было установлено, что влияние генотипа на соотношение основных жирных кислот достоверно для пальмитиновой, стеариновой и олеиновой кислот в полевом опыте (таблица 18), а влияние условий года достоверно для пальмитиновой, олеиновой и линолевой кислот.

Подобное сравнение силы влияния факторов было проведено также для двух циклов гидропоники. Установлено, что влияние экологических условий достоверно только для содержания пальмитиновой кислоты, в то время как доля генотипической изменчивости значима для пальмитиновой, стеариновой и олеиновой жирных кислот (таблица 19).

Таблица 18 – Влияние условий года и генотипа на содержание основных жирных кислот в масле семян линий-доноров ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 (полевые условия, 2023–2024 гг.)

Источник вариации	C16:0		C18:0		C18:1		C18:2	
	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %
Год	<0,01	13,7	0,16	-	<0,01	19,2	<0,01	13,0
Генотип	<0,01	37,9	<0,01	33,3	<0,01	20,8	0,14	-
Взаимодействие	0,13	-	0,11	-	0,3	-	0,35	-

Таблица 19 – Влияние условий выращивания и генотипа в двух циклах гидропоники на содержание основных жирных кислот в масле семян линий-доноров ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ 37

Источник вариации	C16:0		C18:0		C18:1		C18:2	
	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %
Условия	<0,01	21,3	0,38	-	0,24	-	0,10	-
Генотип	<0,01	44,2	0,01	12,9	<0,01	16,3	0,31	-
Взаимодействие	<0,01	16,3	<0,01	16,8	0,26	-	0,52	-

Однако при суммарном сравнении содержания основных жирных кислот при выращивании в течение двух лет в полевых условиях и в двух циклах гидропоники с использованием ANOVA было выявлено достоверное влияние экологического фактора на уровень всех изучаемых жирных кислот. Наиболее высокая доля влияния условий выявлена для стеариновой и олеиновой кислот: 85,0 и 67,4 % соответственно. Генотипические различия были выявлены для пальмитиновой, стеариновой и олеиновой жирных кислот, однако их вклад был значительно ниже (таблица 20).

Таблица 20 – Сила влияния условий выращивания и генотипа на содержание основных жирных кислот в масле семян линий-доноров ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 (поле 2023 и 2024 гг., гидропоника)

Источник вариации	C16:0		C18:0		C18:1		C18:2	
	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %	<i>p-value</i>	η , %
Условия	<0,01	43,1	<0,01	85,0	<0,01	67,4	<0,01	24,8
Генотип	<0,01	27,6	<0,01	3,2	<0,01	5,7	0,26	-
Взаимодействие	<0,01	11,5	<0,01	1,9	0,34	-	0,47	-

Вся совокупность данных жирнокислотного состава семян трех линий, выращенных в различных условиях, представлена на графике с использованием метода главных компонент (PCA), где обнаружено разделение всех значений на две группы (рисунок 14). В первую вошли наблюдения по всем линиям, выращенным в полевых условиях, а во вторую – по всем линиям, выращенным в условиях камеры гидропоники. Следовательно, наиболее важным фактором, оказавшим влияние на состав жирных кислот изучаемых линий в данном исследовании, является условия выращивания.

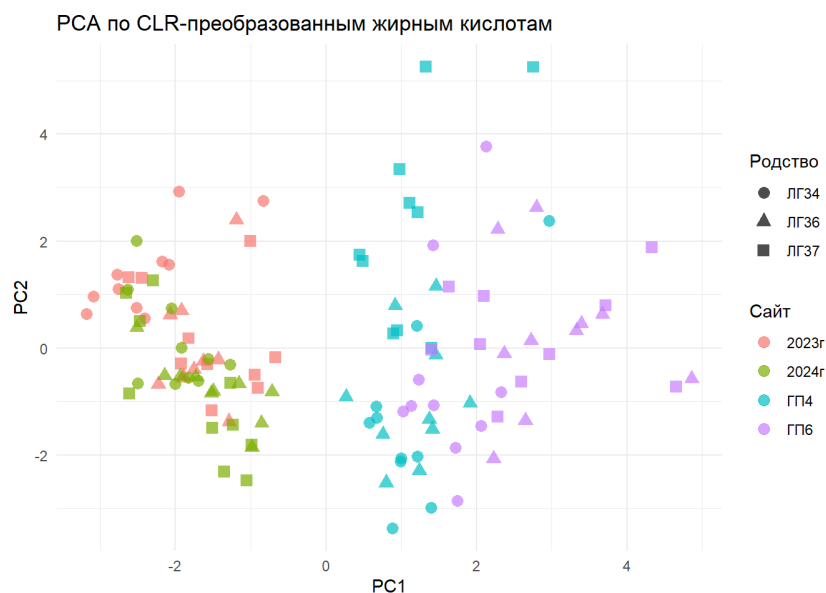


Рисунок 14 – Анализ главных компонент (PCA) содержания жирных кислот масла семян линий-доноров ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 при выращивании в различных условиях (2023 г., 2024 г., ГП4, ГП6)

В результате оценки линейной корреляции установлены разнонаправленные связи содержания основных жирных кислот с температурными показателями в различных условиях выращивания (таблица 21). Наиболее сильная отрицательная корреляция обнаружена для содержания стеариновой кислоты и дневной, а также среднесуточной температурой воздуха ($r = -0,94$ и $r = -0,85$), тогда как с понижением ночной температуры наблюдалась сильная положительная связь ($r = 0,86$).

Противоположные связи установлены для признака содержания олеиновой кислоты, который положительно коррелирует с повышением среднесуточной и дневной температуры ($r = 0,87$ и $r = 0,94$), и отрицательно коррелирует с понижением ночной температуры ($r = -0,78$). Для содержания линолевой кислоты установлена достоверная отрицательная корреляция с повышением среднесуточной и дневной температуры ($r = -0,84$ и $r = -0,79$). Между содержанием пальмитиновой кислоты и температурой воздуха в период налива семян достоверной корреляции не обнаружено.

Таблица 21 – Линейная корреляция содержания основных жирных кислот и температуры воздуха

Температура воздуха, °C	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2
Ночная	-0,49	0,86*	-0,78*	0,57
Дневная	0,52	-0,94*	0,94*	-0,84*
Среднесуточная	0,38	-0,85*	0,87*	-0,79*

При выращивании растений в камере гидропоники изменяются не только температурные показатели, но и полностью заменяется субстрат и режим питания растений. Чтобы проверить гипотезу о влиянии типа питания растений на состав жирных кислот, растения линий ЛГ34 и ЛГ36 выращивали в камере гидропоники в двух вариантах субстрата. Одни растения выращивали в матах из минеральной ваты при поливе питательным раствором (ГП), а другие – в торфогрунте при поливе водой, очищенной с помощью обратного осмоса (Торф). Анализ жирнокислотного состава масла семян линий ЛГ34 и

ЛГ36, полученных в данном опыте, показал отсутствие достоверной разности по содержанию основных жирных кислот (таблица 22). Данный факт позволяет сделать вывод, что уровень содержания пальмитиновой, стеариновой, олеиновой и линолевой жирных кислот не зависит от изменения минерального питания растений.

Таблица 22 – Жирнокислотный состав масла семян линий ЛГ34 и ЛГ36 при выращивании в различном субстрате и при отличном минеральном питании растений

Линия	Жирная кислота	Среднее содержание жирной кислоты, %		Δ	НСР ₀₅
		ГП	Торф		
ЛГ34	C16:0	5,26	5,63	0,37	0,42
	C18:0	29,74	29,67	0,07	3,21
	C18:1	56,02	56,95	0,94	3,57
	C18:2	3,08	2,78	0,29	1,05
ЛГ36	C16:0	5,36	4,65	0,71	0,72
	C18:0	32,15	29,80	2,35	4,11
	C18:1	53,48	56,24	2,76	3,45
	C18:2	3,81	3,52	0,29	2,19

Таким образом, у высокоолеиновых образцов подсолнечника в более холодных условиях наблюдается снижение доли C18:1, но размах вариации данного признака ниже в сравнении с традиционными по составу масла образцами. В данной работе также была выявлена сильная положительная взаимосвязь содержания олеиновой кислоты с дневной и среднесуточной температурами в период налива семян. При выращивании в прохладных условиях камеры гидропоники содержание олеиновой кислоты в среднем снижалось на 16,7 % относительно результатов полученных при выращивании растений в полевых опытах.

Закономерность изменения содержания стеариновой кислоты у среднеолеиновых линий-доноров ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 имеет сходный характер с данными, описанными в исследовании испанских ученых для мутантных

высокостеариновых линий CAS-4 и CAS-8 (Fernández-Moya et al., 2002). Однако интервал изменения доли стеариновой кислоты в настоящем опыте с использованием камеры гидропоники был выше. Так, и испанские линии, и линии из коллекции ВНИИМК в прохладных условиях показывали более высокое содержание стеариновой кислоты в среднем на 8 и 10–12 % соответственно.

Более высокое накопление стеариновой кислоты высокостеариновых линий ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37, вероятно, связано с тем, что скорость стеароил-АПБ-десатуразы (SAD) при более низких температурах в период налива семян ниже, чем β -кето-ацил-АПБ-синтетазы II (KAS II), поэтому часть стеароил-АПБ, продуцируемого KAS II, не десатурируется SAD в олеиновую кислоту, а накапливается внутри пластиды и доступна для экспорта для использования в синтезе триацилглицеридов.

3.5 Биохимическая коллекция линий подсолнечника ВНИИМК

На данный момент генетическая коллекция подсолнечника ВНИИМК содержит 76 инбредных линий, которые выделены в отдельный раздел – биохимическую коллекцию (БК) признаков качества масла семян. Большинство образцов данной коллекции несут мутации высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости, их сочетания на различном генетическом фоне, а также обладают уникальным соотношением мажорных и минорных жирных кислот. Кроме того, биохимическая коллекция включает некоторые линии с традиционным жирнокислотным составом в качестве стандартов. Данные линии имеют различное происхождение. Линии из коллекции образцов ВИР: K225-1, K235, K3159, K2257-3, K1587, K3619, K2058, K578, И613033. Селекционные линии ВНИИМК: ВК508, ВК941, ВК680, ВА760-ор, ВК1-сур, ВК1-клп, ВК303-во, ВК195, ВК21-клп-во, ВК305-во, ВК876, ВК101-во, ВК21-сур-во, ВК905, ВК305, ВК1-ими А, ВК678, ВК580, ВК101-зу, ВК276 и ВК101. Линии ЛГ27,

RIL29, RIL30, RIL30, RIL37, RIL38, RIL41, RIL42, ЛГ26, ВК805, ВК850, ВК876НР, ЛД102 были созданы во ВНИИМК и введены в БК ранее.

При выполнении данного исследования созданы новые 15 линий-доноров: ЛГ31, ЛГ32, ЛГ33, ЛГ34, ЛГ35, ЛГ36, ЛГ37, ЛГ38, ЛГ39, ЛГ50, ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ54 и ЛГ55, и шесть селекционных линий: ЛГ59-вс, ЛГ58-вс, ЛГ57-вс, ЛГ56-вс, ВК305-вс, ВК101-вс.

Сведения о профиле десяти жирных кислот (пальмитиновая, пальмитолеиновая, стеариновая, олеиновая, линолевая, линоленовая, арахидовая, эйкозеновая, бегеновая, лигноцериновая), значениях суммы насыщенных и ненасыщенных жирных кислот линий были объединены в Базу данных жирнокислотного состава линий подсолнечника биохимической коллекции ВНИИМК (БЗ ЖКС). Для этой базы данных получено свидетельство о государственной регистрации в Роспатенте (приложение 3).

3.5.1 Изучение изменчивости содержания жирных кислот в масле семян линий биохимической коллекции

Содержание жирных кислот в составе масла семян линий подсолнечника БК ВНИИМК изменяется в широких пределах. К четырем основным жирным кислотам, составляющим в сумме от 93 до 99 %, относятся насыщенные ЖК – пальмитиновая (C16:0) и стеариновая (C18:0), а также ненасыщенные ЖК – олеиновая (C18:1) и линолевая (C18:2). К минорным кислотам относятся насыщенные ЖК – арахидовая (C20:0), бегеновая (C22:0) и лигноцериновая (C24:0), а к ненасыщенным ЖК – пальмитолеиновая (C16:1) и эйкозеновая (C20:1).

Пальмитиновая кислота в среднем составляет 6,76 % в составе масла семян при размахе изменчивости от 2,82 до 28,43 % (таблица 23). Однако, содержание C16:0 превышает 8,56 % только у восьми линий (рисунок 15), обладающих признаком высокопальмитиновости: ЛГ53, ВК805, ЛГ51, ЛГ52, ЛГ54, ВК850, ВК876НР, ЛГ55 (приложение 3).

Среднее арифметическое содержание пальмитолеиновой ЖК в семенах составляет 0,30 %, однако диаграмма показывает, что данный показатель сильно сдвигается относительно медианы благодаря наличию нескольких высоких значений C16:1 у отдельных линий, несущих мутацию высокопальмитиновости. Образцы ВК850, ВК805, ВК876НР имеют высокое содержание пальмитолеиновой кислоты – 5,43, 5,16 и 3,68 % соответственно. На диаграмме 15 видно, что также к выбросам вне бокса относятся средние значения 6 линий с содержанием C16:1 от 0,23 до 0,73 %. Среди данных линий имеются ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ55 с высоким содержанием пальмитиновой кислоты (15,57–20,68 %), однако максимального фенотипического проявления наличия данной мутации (высокого содержания C16:1) не происходит под влиянием мутации высокостеариновости в генотипе данных линий. Также было установлено, что две линии БК – К3159 и ВК21-сур-во, не несущие мутацию высокопальмитиновости и характеризующиеся нормальным (7,90 %) и даже низким уровнем C16:0 (4,81 %), показывали повышенное содержание C16:1 (0,23 и 0,27 %). Другие 66 линии содержали от 0,01 до 0,20 % пальмитолеиновой ЖК (приложение 3).

Таблица 23 – Показатели вариации содержания жирных кислот (%) в масле семян линий биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК

Жирная кислота	$\bar{x}$	s_x	R	min	max
<i>C16:0</i>	6,76	5,05	25,61	2,82	28,43
<i>C16:1</i>	0,30	0,94	5,42	0,01	5,43
<i>C18:0</i>	6,77	6,05	21,23	1,13	22,36
<i>C18:1</i>	59,18	25,52	84,49	7,73	92,22
<i>C18:2</i>	24,67	22,88	70,29	0,81	71,10
<i>C18:3</i>	0,06	0,03	0,18	0,01	0,19
<i>C20:0</i>	0,56	0,48	1,85	0,12	1,97
<i>C20:1</i>	0,16	0,08	0,36	0,03	0,39
<i>C22:0</i>	1,19	0,56	2,26	0,43	2,69
<i>C24:0</i>	0,33	0,09	0,55	0,09	0,64

По содержанию стеариновой кислоты наблюдается широкий размах вариации – от 1,13 до 22,36 % (таблица 23). Однако диаграмма 15 показывает, что большая часть значений приходится на нижнюю часть бокса, на что указывает положение медианы, при этом среднее значение для всех линий составляет 6,77 %. Такое распределение значений обусловлено наличием 18 линий с высоким (>12 %) и 3 линий со средним (10–12 %) уровнем стеариновой кислоты (приложение 3).

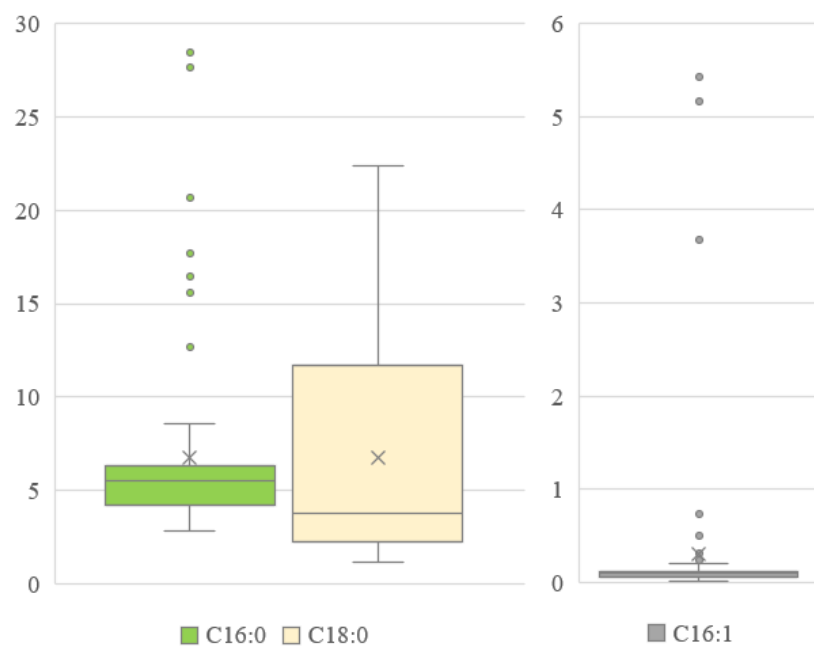


Рисунок 15 – Диаграммы размаха вариации содержания пальмитиновой (C16:0), стеариновой (C18:0) и пальмитолеиновой (C16:1) жирных кислот в масле семян линий биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК, %

Диапазон вариации содержания олеиновой кислоты в семенах линий БК является наибольшим и составляет 84,5 % (таблица 23). В коллекции содержатся семь линий с очень низким содержанием C18:1 от 7 до 18 %, а также семь линий с очень высоким уровнем олеиновой кислоты от 90,2 до 92,2 % (приложение 3). Линий со средним и высоким содержанием C18:1 в биохимической коллекции больше, чем линий с нормальным уровнем, за счет

этого медиана на диаграмме расположена выше среднего значения (59,2 %) (рисунок 16).

Благодаря расширению количества образцов с разнообразными генотипами вариационный ряд средних значений содержания С18:1 у линий БК имеет почти непрерывное распределение (рисунок 17). Ранее в генетической коллекции ВНИИМК отсутствовали образцы с содержанием С18:1 менее 14 %, а также в интервале от 69 до 84 %. Низкоолеиновый фенотип получен в результате действия мутаций высокопальмитиновости и высокостеариновости при отсутствии гена *Ol* в генотипе линий ЛГ51, ЛГ52 и ЛГ53. К линиям со среднеолеиновым фенотипом с содержанием С18:1 более 69 % относятся новые высокостеариновые линии с мутацией высокоолеиновости, экспрессивность которой снижается под действием генов высокого содержания стеариновой кислоты.

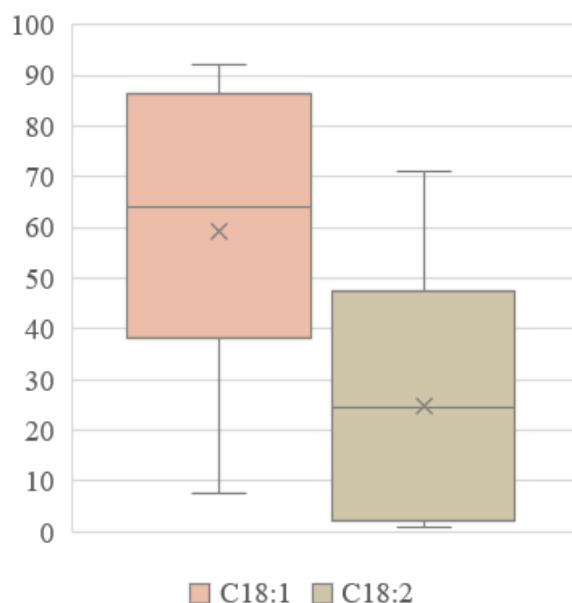


Рисунок 16 – Диаграммы размаха вариации содержания олеиновой (С18:1) и линолевой (С18:2) жирных кислот в масле семян линий биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК, %

Также широким интервалом вариации характеризуется изменчивость содержания линолевой кислоты у линий БК ВНИИМК – от 0,8 до 71,1 %

(таблица 23). Все линии с наличием мутаций высокоолеиновости, а также высокостеариновости и высокопальмитиновости на олеиновом фоне содержат менее 4,6 % С18:2. В семенах линий, не несущих мутацию *Ol*, накапливается более 28 % линолевой кислоты. Максимальным содержанием С18:2 (71,1 %) характеризуется линия К3159 (приложение 3). Диаграмма 16 показывает, что большая часть линий биохимической коллекции отличается низким уровнем линолевой ЖК.

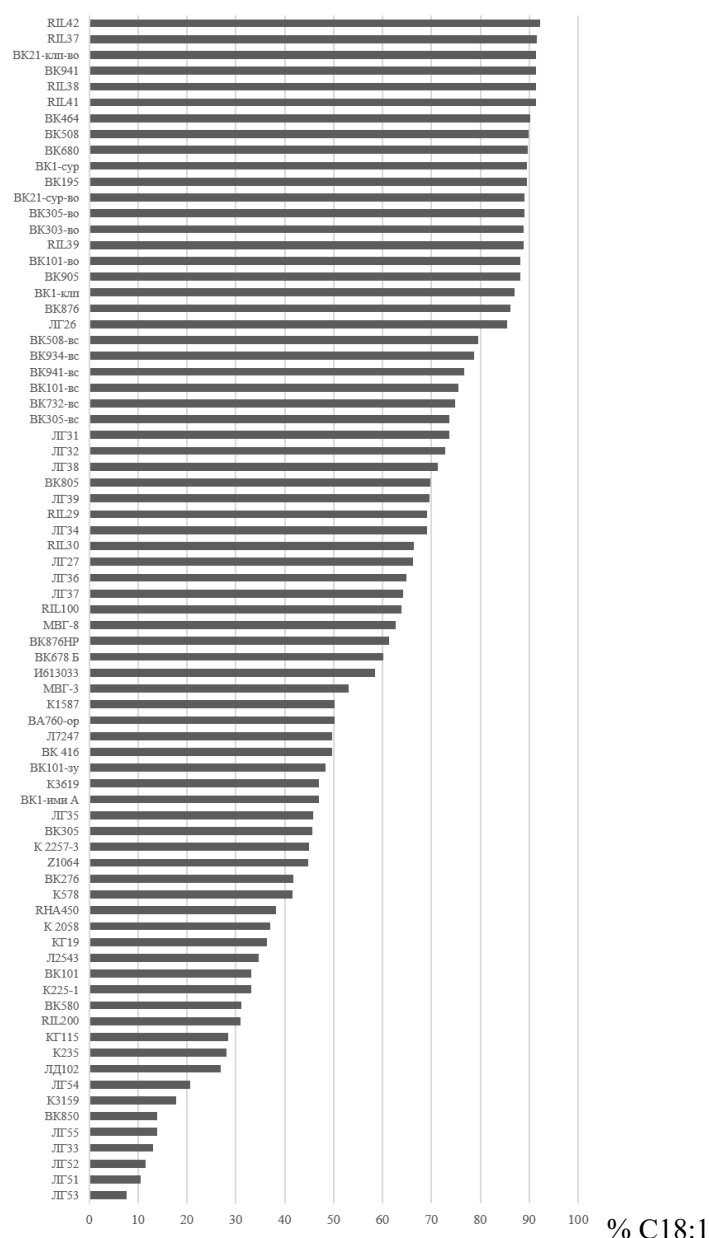


Рисунок 17 – Полигон распределения средних значений содержания олеиновой кислоты в масле семян линий биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК

Линоленовая ЖК составляет в масле наименьшую долю среди 10 описанных жирных кислот. Ее содержание является низким, несмотря на наличие или отсутствие мутаций состава других жирных кислот. В БК ВНИИМК нет линий с содержанием C18:3 более 0,19 % (таблица 23). На диаграмме 18 очевидно, что значения 0,19 % у двух линий, ЛГ37 и ЛГ32, являются нетипичными и выходят за границы лимитов.

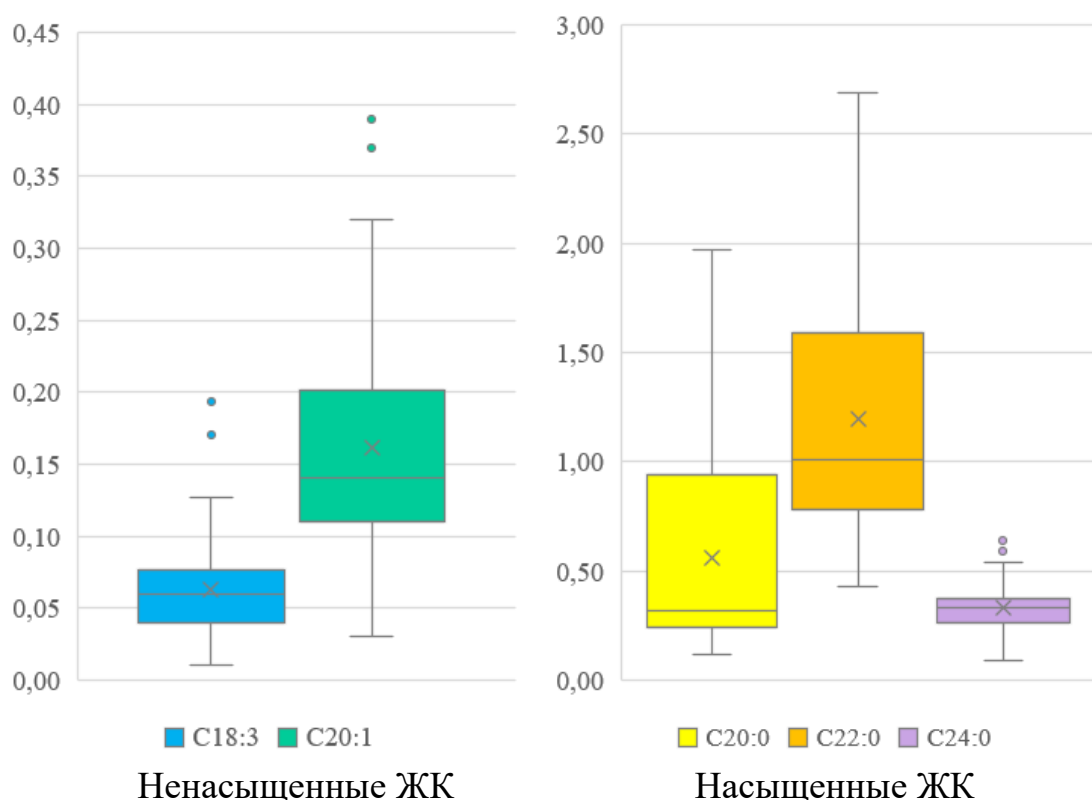


Рисунок 18 – Диаграммы размаха вариации содержания минорных жирных кислот (линоленовой – C18:3, эйкозеновой – C20:1, арахисовой – C20:0, бегеновой – C22:0, лигноцериновой – C24:0) в масле семян линий биохимической коллекции, %

Изменчивость арахисовой ЖК составляет от 0,12 до 1,97 % при среднем 0,56 % (таблица 23). Однако границы бокса на диаграмме 18 и расположение медианы существенно ниже среднего значения, что говорит о том, что основная часть образцов содержит менее 1 % C20:0. Средние значения более

0,94 % (выше границы верхнего квартиля) показывают 19 линий с мутацией высокостеариновости (приложение 3).

Эйкозеновая ЖК также относится к минорным жирным кислотам, и ее содержание варьирует в пределах от 0,03 до 0,39 % (таблица 23). При этом все линии, значения которых выходят в верхний квартиль ($>0,20$ % C20:1), являются высокоолеиновыми (рисунок 18, приложение 3).

Содержание бегеновой ЖК составляет в среднем от 0,43 до 2,69 % у линий БК ВНИИМК (таблица 23). Диаграмма 17 показывает, что в верхний квартиль входят линии с содержанием C22:0 более 1,59 %, при этом 17 из них являются высокостеариновыми. Также высоким уровнем бегеновой кислоты обладают линии РНА450 (1,68 %) и КГ19 (2,21 %) (приложение 3).

Лигноцериновая ЖК C24:0 в составе масла семян линий подсолнечника БК ВНИИМК занимает малую долю. Её содержание не превышает 0,64 % при среднем значении для всех линий 0,33 % (таблица 23; рисунок 18).

В ходе процесса биосинтеза жирных кислот в семенах подсолнечника одни жирные кислоты последовательно превращаются в другие, однако корреляционные связи между ними не так однозначны (рисунок 19).

C16:1	0,76									
C18:0	0,12	-0,18								
C18:1	-0,55	-0,15	-0,22							
C18:2	0,32	0,01	-0,08	-0,93						
C18:3	0,25	0,14	0,57	-0,20	-0,02					
C20:0	0,13	-0,14	0,97	-0,12	-0,19	0,63				
C20:1	-0,35	-0,04	-0,55	0,71	-0,55	-0,33	-0,47			
C22:0	0,11	-0,09	0,79	-0,02	-0,25	0,54	0,85	-0,36		
C24:0	0,12	0,09	0,01	0,30	-0,39	0,07	0,12	0,33	0,30	
	C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	

Рисунок 19 – Коэффициент корреляции ($p \leq 0,05$) содержания жирных кислот в масле семян линий биохимической коллекции подсолнечника (интерпретации значений коэффициента корреляции по шкале Чеддока: менее 0,3 – слабая; от 0,3 до 0,5 – умеренная; от 0,5 до 0,7 – значительная; от 0,7 до 0,9 – сильная; более 0,9 – очень сильная)

Очень сильная положительная связь установлена между стеариновой и арахидовой (0,97). Сильная прямая связь наблюдается в парах кислот: пальмитиновая – пальмитолеиновая (0,76), стеариновая – бегеновая (0,79), олеиновая – эйкозеновая (0,71), арахидовая – бегеновая (0,85). Значительная положительная связь выявлена в парах кислот: линоленовая – арахидовая (0,63), стеариновая – линоленовая (0,57), линоленовая – бегеновая (0,54). Умеренная связь определена между пальмитиновой – линолевой (0,32) и эйкозеновой – лигноцериновой (0,33), а слабая связь – между пальмитиновой и линоленовой (0,25), олеиновой и лигноцериновой (0,30), бегеновой и лигноцериновой (0,30).

Также между жирными кислотами определены обратные взаимосвязи разной степени (рисунок 19). Очень сильная отрицательная связь установлена между олеиновой и линолевой ЖК (-0,93), значительная корреляция – между пальмитиновой и олеиновой (-0,55), линолевой и эйкозеновой (-0,55), умеренная связь – между пальмитиновой и эйкозеновой (-0,35), линолевой и лигноцериновой (-0,39), линоленовой и эйкозеновой (-0,35), арахидовой и эйкозеновой (-0,47), бегеновой и эйкозеновой (-0,36), слабая связь – между линолевой и бегеновой (-0,25).

3.5.2 Классификация биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК на фенотипы по содержанию основных жирных кислот

Существуют разные подходы к выделению фенотипических классов содержания основных жирных кислот в масле. На данный момент в мировой торговле официально существует три типа подсолнечного масла (sunflower seed oil): обычное (традиционное), высокоолеиновое (high oleic acid) и среднеолеиновое (mid-oleic acid) с определенными значениями всех жирных кислот (Codex Alimentarius. CXS 210-1999) (таблица 24). Однако данный подход имеет ряд несовершенств, особенно в исследовательских целях. Так

границы вариации всех жирных кислот ограничены в регламентированных лимитах, между которыми расположены некоторые разрывы значений.

Таблица 24 – Жирнокислотный состав (%) различных типов подсолнечного масла (Codex alimentarius. CXS 210-1999)

CXS 210-1999			
Fatty acid	Sunflower seed oil	Sunflower seed oil (high oleic acid)	Sunflower seed oil (mid-oleic acid)
C6:0	ND	ND	ND
C8:0	ND	ND	ND
C10:0	ND	ND	ND
C12:0	ND–0.1	ND	ND
C14:0	ND–0.2	ND–0.1	ND–1
C16:0	5.0–7.6	2.6–5.0	4.0–5.5
C16:1	ND–0.3	ND–0.1	ND–0.05
C17:0	ND–0.2	ND–0.1	ND–0.05
C17:1	ND–0.1	ND–0.1	ND–0.06
C18:0	2.7–6.5	2.9–6.2	2.1–5.0
C18:1	14.0–43.0	75–90.7	43.1–71.8
C18:2	45.4–74.0	2.1–17	18.7–45.3
C18:3	ND–0.3	ND–0.3	ND–0.5
C20:0	0.1–0.5	0.2–0.5	0.2–0.4
C20:1	ND–0.3	0.1–0.5	0.2–0.3
C20:2	ND	ND	ND
C22:0	0.3–1.5	0.5–1.6	0.6–1.1
C22:1	ND–0.3	ND–0.3	ND
C22:2	ND–0.3	ND	ND–0.09
C24:0	ND–0.5	ND–0.5	0.3–0.4
C24:1	ND	ND	ND

ND – non detectable, defined as $\leq 0.05\%$

С введением в селекцию новых признаков состава жирных кислот, детерминированных определенными генами, данная классификация требует доработки для селекционно-генетической работы и внедрения новых типов масел из семян подсолнечника. Кроме того, многими исследованиями и нами ранее было установлено, что влияние условий выращивания может

сказываться на составе жирных кислот и вызывать снижение или повышение их уровня. Данная классификация используется для сертификации и идентификации масел при производстве и торговле, а следовательно масла, в составе которых хотя бы по одной жирной кислоте установлено несоответствие, уже не может быть отнесены к той или иной категории.

Ранее во ВНИИМК на основе 50 инбредных линий была разработана классификация генетической коллекции на основе наследственно контролируемых фенотипов по содержанию олеиновой жирной кислоты (Demurin, Borisenko, 2011). Были выделены низкоолеиновый класс (20–30 %), традиционный, который, в свою очередь, подразделялся на обычный (30–45 %) и максимальный (45–55 %) в пределах данного класса, среднеолеиновый (65–70 %) и высокоолеиновый, внутри которого также выделяли две группы с интервалами 84–87 % и 87–92 %. В данной классификации до и после среднеолеинового класса имелись разрывы, что было связано с отсутствием линий в коллекции, которые бы имели содержание олеиновой кислоты в данных интервалах. Позже данная коллекция была дополнена образцами и претерпела изменения с учетом новых данных о жирнокислотном профиле новых линий (Чебанова и др., 2019). Так низкоолеиновый класс стал иметь границы от 15 до 29 %, а обычный – 30–40 %. Также был выделен отдельный повышенноолеиновый класс в пределах 41–54 %. Среднеолеиновый класс определили в границах 55–75 %, а высокоолеиновый – 86–93 %.

В настоящее время технические возможности позволяют определять в составе масла семян 10 жирных кислот. В результате скрининга образцов генетической коллекции и селекционных линий были выявлены новые инбредные линии с уникальными составами ЖК. Также в последние несколько лет были созданы новые доноры и инбредные линии с мутациями высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости. Всего в биохимическую коллекцию было включено 76 изученных образцов.

На основе данных о полных жирнокислотных составах классификация по содержанию олеиновой кислоты была дополнена, а границы классов расширены (таблица 25).

Так, нижний предел низкоолеинового класса установлен на уровне 7 %, а верхний – 25 %. Всего в данный фенотипический класс включены восемь линий, из которых только для линии К3159 не выявлены определенные мутации состава жирных кислот. В составе масла других линий низкое содержание олеиновой кислоты обусловлено максимальной экспрессивностью мутации высокопальмитиновости у линии ВК850 и мутации высокостеариновости у линии ЛГ33, а также совокупным действием генов высокопальмитиновости и высокостеариновости у линий ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ54 и ЛГ55.

Таблица 25 – Фенотипические классы по содержанию олеиновой кислоты в масле семян биохимической коллекции подсолнечника

Класс	Содержание С18:1, %	Частота класса, шт.	Наименование образцов
Низкоолеиновый	7,0–25,0	8	ЛГ33, ЛГ52, ВК850, ЛГ51, К3159, ЛГ53, ЛГ55
Нормальный	25,1–50,0	22	RII200, ВК580, К225-1, ВК101, Л2543, КГ19, К2058, РНА450, К578, ВК276, Z1064, К2257-3, ВК305, ЛГ35, ВК1-ими, К3619, ВК101-зу, ВК416, Л7247, ЛГ54
Повышеноолеиновый	50,1–60,0	5	ВА760-ор, К1587, МВГ-3, И613033, ВК678
Среднеолеиновый	60,1–79,0	21	ВК876НР, МВГ-8, RIL100, ЛГ37, ЛГ36, ЛГ27, RIL30, ЛГ34, RIL29, ЛГ39, ВК805, ЛГ38, ЛГ32, ЛГ31, ВК305-вс, ЛГ57-вс, ВК101-вс, ЛГ59-вс, ЛГ56-вс, ЛГ58-вс, ЛГ50
Высокоолеиновый	85,0–93,0	20	ЛГ26, ВК876, ВК1-клп, ВК905, ВК101-во, RIL39, ВК303-во, ВК305-во, ВК21-сур-во, ВК195, ВК1-сур, ВК680, ВК508, ВК464, RIL41, RIL38, ВК941, ВК21-клп-во, RIL37, RIL42

Примечание: верхняя граница класса включена в диапазон значений.

К нормальным линиям отнесены 22 образца с содержанием С18:1 от 25 до 50 %. Широкий размах данного класса обусловлен изменчивостью уровня олеиновой кислоты под влиянием условий выращивания у обычных линий. К повышеноолеиновым линиям отнесены пять образцов, которые показывают в масле семян 50–60 % олеиновой кислоты.

В среднеолеиновый класс относятся уникальные среднеолеиновые линии ЛГ27, RIL29 и RIL30, фенотипическая среднеолеиновость которых контролируется аддитивной олигогенной системой. Также в результате скрининга были выделены линии МВГ-8 и RIL100, в семенах которых накапливается около 62–64 % С18:1. В генотипе других линий имеется мутация высокоолеиновости, но ее экспрессивность снижена, а среднеолеиновый фенотип формируется под влиянием генов биосинтеза жирных кислот. Так, высокопальмитиновые высокоолеиновые линии ВК805 и ВК876НР накапливают 69,7 и 61,4 % С18:1 соответственно. А высокостеариновые высокоолеиновые линии – от 64,3 до 79,6 %.

В высокоолеиновый класс вошли 20 линий с разным уровнем С18:1 от 85 до 93 %. Наименьшее содержание олеиновой кислоты в пределах данного класса (85,4%) показывает линия ЛГ26, для линий RIL37 и RIL42 характерно максимально высокое содержание С18:1 около 91,5 %. Данные линии были отобраны из расщепляющейся популяции от скрещивания линии ЛГ26 и среднеолеиновой ЛГ27.

Таким образом, вариационный ряд по содержанию олеиновой кислоты среди линий биохимической коллекции содержит только один разрыв в значениях от 80 до 84 %, т.е. в коллекции нет линий, которые обладали бы стабильным фенотипом в данных пределах.

Восемь линий с содержанием пальмитиновой кислоты 15–29 % входят в высокопальмитиновый фенотипический класс (таблица 26). Разный уровень накопления пальмитиновой кислоты связан с наличием в генотипах линий ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ54 и ЛГ55 мутации высокостеариновости, а в линиях ВК805 и ВК876НР мутации высокоолеиновости. Линия ЛГ50, полученная в

ходе выполнения данного исследования, входит в среднепальмитиновый класс. Содержание С16:0 в составе линий без мутации варьирует в пределах от 2 до 9 %. Из них линии с содержанием пальмитиновой кислоты менее 5 % выделены в низкопальмитиновый фенотипический класс.

Таблица 26 – Фенотипические классы по содержанию пальмитиновой кислоты в масле семян биохимической коллекции подсолнечника

Класс	Содержание С16:0, %	Частота класса, шт.	Наименование образцов
Низкопальмитиновый	2,0–5,0	31	RIL42, BK464, RIL37, BK508, RIL38, RIL41, BK941, BK680, BA760-ор, BK1-сур, BK1-клп, ЛГ27, RIL30, BK303-во, RIL39, BK195, BK21-клп-во, ЛГ59-вс, RIL29, BK305-во, ЛГ58-вс, BK876, МВГ-3, ЛГ36, ЛГ31, ЛГ57-вс, BK101-во, BK21-сур-во, RIL100, BK905, ЛГ26
Нормальный	5,1–9,0	36	ЛГ56-вс, BK305-вс, ЛГ247, ЛГ35, МВГ-8, ЛГ32, BK1-ими А, BK101-вс, BK678 Б, BK580, Л2543, ЛГ38, ЛГ34, ЛГ39, K225-1, BK 416, КГ115, K578, И613033, BK305, K2058, КГ19, K3619, BK101-зу, BK276, ЛГ37, K1587, BK101, K2257-3, RIL200, ЛГ33, RHA450, ЛД102, K3159, Z1064, K235
Среднепальмитиновый	10,0–13,0	1	ЛГ50
Высокопальмитиновый	15,0–29,0	8	ЛГ53, BK805, ЛГ51, ЛГ52, ЛГ54, BK850, BK876НР, ЛГ55

Примечание: верхняя граница класса включена в диапазон значений.

После введения мутации высокостеариновости в программу исследований и селекционный материал были созданы новые линии с содержанием стеариновой жирной кислоты более 10 % (таблица 27). Три линии – BK276, ЛГ58-вс и ЛГ53 – отнесены к среднестеариновым. В высокостеариновый фенотипический класс вошли новые линии-доноры с разным фенотипическим проявлением уровня содержания стеариновой

кислоты: от 15,4 % у линии ЛГ31 до 22,4 % у линии ЛГ36, а также новые селекционные линии с мутацией высокостеариновости ЛГ59-вс, ЛГ56-вс, ВК101-вс, ВК305-вс и ЛГ57-вс. Кроме того, в результате скрининга линий генетической коллекции была выявлена группа из 24 линий с низким содержанием стеариновой кислоты (от 1 до 3 %), данные линии были выделены в низкостеариновый фенотипический класс. Оставшиеся 30 линий характеризовались нормальным содержанием С18:0 от 3 до 7 %.

Таблица 27 – Фенотипические классы по содержанию стеариновой кислоты в масле семян биохимической коллекции подсолнечника

Класс	Содержание С18:0, %	Частота класса, шт.	Наименование образцов
Низкостеариновый	1,0–3,0	24	ВК805, RIL41, RIL37, RIL42, ВК464, ВК850, RIL38, ВК21-клп-во, RIL39, ВК941, ВК876НР, К3159, ВК303-во, ВК1-сур, ВК508, ВК580, ВК195, К235, RIL200, ВК21-сур-во, RIL100, Л2543, ЛД102, ВК305-во
Нормальный	3,1–7,0	30	ВК1-ими, ВК905, RHA450, К2058, К578, RIL30, ВК680, RIL29, К1587, ВК305, Л7247, К225-1, ВК101-во, ВК1-клп, ЛГ27, ВК678, К2257-3, КГ19, ВК101-зу, ЛГ26, ВК416, К3619, И613033, ВК101, Z1064, ВА760-ор, МВГ-8, МВГ-3, ВК876, КГ115
Среднестеариновый	10,0–12,0	3	ВК276, ВК508-вс, ЛГ53
Высокостеариновый	13,0–23,0	19	ЛГ59-вс, ЛГ56-вс, ВК101-вс, ЛГ51, ВК305-вс, ЛГ35, ЛГ57-вс, ЛГ31, ЛГ50, ЛГ52, ЛГ32, ЛГ38, ЛГ34, ЛГ39, ЛГ54, ЛГ55, ЛГ37, ЛГ33, ЛГ36

Примечание: верхняя граница класса включена в диапазон значений.

Ранее американскими учеными были выявлены две линии с низким содержанием суммы насыщенных жирных кислот – 7,6–7,7 % (Vick et al., 2002). В нашей коллекции также содержатся 12 линий с содержанием суммы

насыщенных кислот от 5,4 до 7,6 %. Все низконасыщенные линии относятся к высокоолеиновому типу.

В составе масла девяти линий БК содержится в сумме от 30 до 40 % насыщенных жирных кислот. Высоконасыщенность масла может быть результатом как высокого содержания пальмитиновой кислоты у линий ВК850 и ВК876НР, так и высокого содержания стеариновой кислоты у линий ЛГ36 и ЛГ37. Однако максимально высокая сумма НЖК (≥ 35 %) достигается при совместном действии мутаций высокопальмитиновости и высокостеариновости в генотипе линий ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ54 и ЛГ55.

3.6 Осевой градиент содержания жирных кислот в разных частях семени подсолнечника

Семя подсолнечника представляет собой зародыш, который состоит из геммулы и семядолей. Геммула включает осевые органы зародыша – зародышевый корешок, зародышевый стебелек и почечку. Во всех частях семени подсолнечника запасаются липиды в масляных телах – олеосомах. Ранее в работе Демурина (1998) было установлено, что масличность геммулы и семядолей примерно равна, при этом массовая доля геммулы в среднем составляет 10 % от массы всего семени. Проявление мутаций биосинтеза жирных кислот наблюдается во всех частях семени. Ранее были установлены факты осевого градиента содержания олеиновой кислоты в семенах среднеолеиновой линии ЛГ27 (Demurin et al., 2008; Демурин и др., 2014). В семенах высокостеаринового мутанта CAS-14 обнаружили продольный градиент увеличения содержания стеариновой кислоты от геммулы к дистальной части семени в 2,5 раза, при этом содержание стеариновой кислоты отрицательно коррелировало с содержанием олеиновой кислоты, которое составляло от 45,8 до 17,7 %. При этом в семенах другой высокостеариновой линии CAS-3 значимых отличий по уровню стеариновой кислоты не установили (Fernández-Moya et al., 2003).

На основании полученных данных было высказано предположение о наличии осевого градиента содержания основных жирных кислот в семенах донора высокостеариновости ЛГ36 и донора высокого содержания насыщенных жирных кислот ЛГ51. В данном исследовании в качестве стандарта использовали высокоолеиновую линию ВК1-клп.

В геммуле и семядолях исследуемых линий установили значимые отличия по содержанию жирных кислот (таблица 28).

Таблица 28 – Разность содержания жирных кислот в геммуле и семядолях (полевые условия, 2024 и 2025 гг.)

Линия	Модуль разности содержания жирных кислот в разных частях семени, %							
	C16:0		C18:0		C18:1		C18:2	
	2024 г.	2025 г.	2024 г.	2025 г.	2024 г.	2025 г.	2024 г.	2025 г.
ВК1-клп (st)	0,62*	0,67*	0,03	0,06	2,26*	1,58*	1,52*	0,86*
ЛГ36	0,18	0,33	4,56*	3,69*	3,56*	4,32*	1,84*	0,65
ЛГ51	6,50*	5,92*	4,75*	3,21*	3,90*	7,33*	2,16*	4,74*

* - значимо согласно *t*-критерию Стьюдента, $p = 0,05$

Из исследования Garcés et al. (1989) известно об увеличении содержания олеиновой кислоты от геммулы к семядолям у высокоолеиновой инбредной линии на 3,8 %. В исследовании, проведенном нами в 2024–2025 гг., для линии ВК1-клп установлено увеличение доли олеиновой кислоты на 1,58–2,26 % в семядолях по сравнению с геммулой. Закономерно наблюдали обратный градиент содержания линолевой кислоты (рисунок 20).

Накопление стеариновой и олеиновой кислот в геммуле и семядолях семени линии ЛГ36 проходит с разной интенсивностью. Так, содержание стеариновой кислоты в среднем за два года было ниже в геммуле на 4,13 % (рисунок 21), а содержание олеиновой кислоты было ниже в семядолях на 4,04 %, что показывает тесную обратную связь между данными показателями. При этом содержание пальмитиновой кислоты было сходным в разных частях семени.

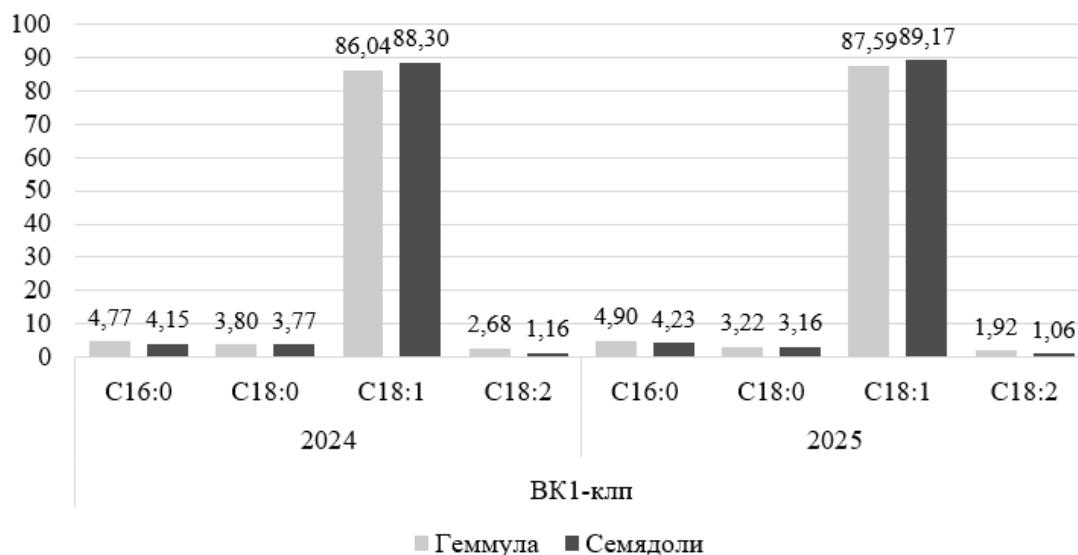


Рисунок 20 – Содержание основных жирных кислот в различных частях семени линии BK1-клп, %

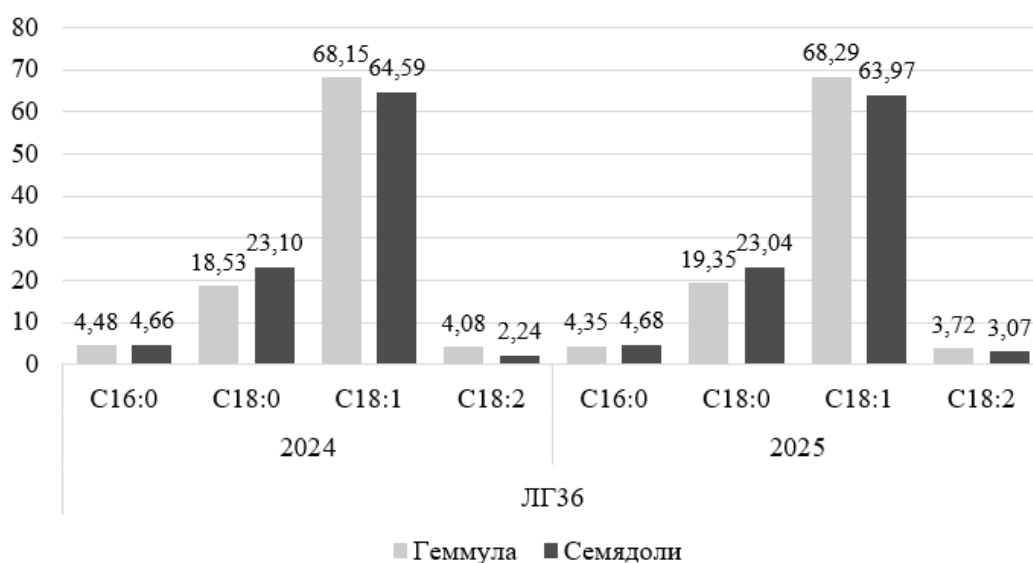


Рисунок 21 – Содержание основных жирных кислот в различных частях семени линии ЛГ36, %

Содержание основных жирных кислот в семенах высокопальмитиновой высокостеариновой линии ЛГ51 значительно различалось в геммуле и семядолях (таблица 28). Содержание стеариновой кислоты было выше в семядолях на 3,21–4,75 % (рисунок 22), а содержание пальмитиновой и линолевой жирных кислот было выше в геммуле на 5,92–6,50 % и 2,16–4,74 % соответственно.

Доля олеиновой кислоты несколько повышалась от проксимального к дистальному концу семени; такая же закономерность была установлена ранее для линий с нормальным содержанием олеиновой кислоты (Демури́н и др., 2014).

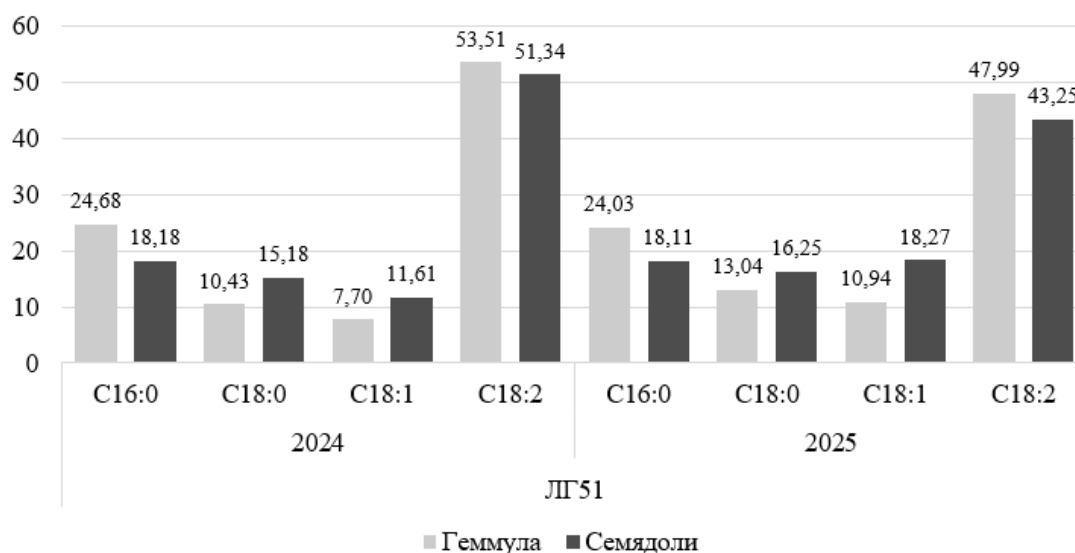


Рисунок 22 – Содержание основных жирных кислот в различных частях семени линии ЛГ51, %

Закономерность, установленная для новых линий ЛГ36 и ЛГ51, показала, что биосинтез стеариновой кислоты при наличии мутантных аллелей генов высокостеариновости, ингибирующих SAD, активнее протекает в семядолях. При этом, несмотря на наличие гена высокоолеиновости у линии ЛГ36, десатурация олеиновой кислоты в семядолях ограничена за счет более интенсивного накопления предшествующей в цепи биосинтеза стеариновой жирной кислоты.

ГЛАВА 4 ИЗУЧЕНИЕ НАСЛЕДОВАНИЯ МУТАЦИЙ СОСТАВА ЖИРНЫХ КИСЛОТ МАСЛА СЕМЯН ПОДСОЛНЕЧНИКА

4.1 Наследование высокостеариновости на линолевом фоне

Для проведения гибридологического анализа признака проведены скрещивания с использованием ручной кастрации растений линий генетической коллекции и получены семена F_1 . После принудительного самоопыления растений F_1 под индивидуальными изоляторами получены семена F_2 .

В поколении F_1 при скрещивании линии с нормальным фенотипом ВК580 (LPLSLO) и высокостеариновой линии ЛГ33 (LPHSLO) в F_1 наблюдали неполное доминирование низкозначимого родителя при показателе h/d в среднем за три года, равном -0,69, что указывает на рецессивность признака высокостеариновости (таблица 29).

Таблица 29 – Наследование признака высокостеариновости в F_1 ВК580×ЛГ33

Генотип	2021 г.		2022 г.		2023 г.	
	C _{18:0} , %	h/d	C _{18:0} , %	h/d	C _{18:0} , %	h/d
ВК580	3,2	-0,86	2,0	-0,50	3,5	-0,7
F_1 ВК580×ЛГ33	4,6		7,0		5,3	
ЛГ33	22,6		21,9		17,6	

В поколении F_2 ВК580 × ЛГ33 индивидуально анализировали 123 семечки. При этом наблюдали распределение значений на три фенотипических класса по содержанию стеариновой кислоты. В низкостеариновый класс (2,9–7,0 %) вошли 74 семечки, в промежуточный класс 7,1–18,0 % – 40 семечек, а в высокостеариновый класс (18,1–26,2 %) – 9 семечек (рисунок 23). Данное распределение соответствует модели дигенного расщепления 9:6:1 при $\chi^2 = 1,37$, $p \approx 0,50$.

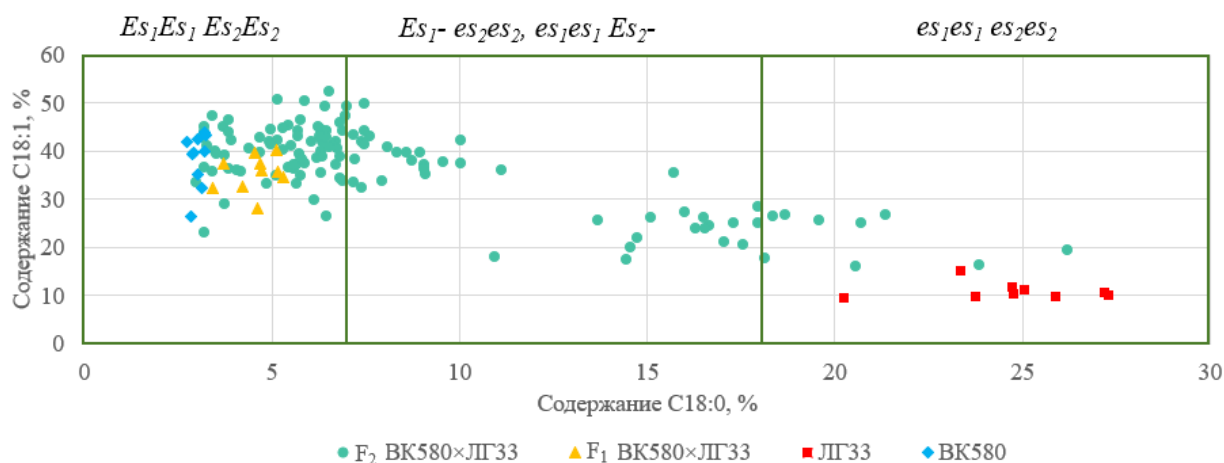


Рисунок 23 – Распределение значений содержания стеариновой и олеиновой жирных кислот в семенах линий ВК580 и ЛГ33 и их F_1 и F_2

В условиях камеры искусственного климата ФТК проведено реципрокное скрещивание нормальной линии ВК101 с другим источником высокостеариновости – линией ЛГ35. В F_1 наблюдали промежуточное наследование признака содержания стеариновой кислоты на низкоолеиновом фоне с близким к нулевому среднему значению степени доминирования (h/d) (таблица 30).

Таблица 30 – Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в поколении F_1 реципрокных скрещиваний линий ВК101 и ЛГ35

Генотип	Содержание $C_{18:0}$, %	h/d
ВК101	6,1	-
ЛГ35	11,6	-
F_1 ВК101×ЛГ35	8,4	-0,16
F_1 ЛГ35×ВК101	8,5	0,13

В полевых условиях растения F_1 ЛГ35 × ВК101 принудительно самоопылили под индивидуальными изоляторами для получения семян F_2 с последующим анализом жирнокислотного состава масла (рисунок 24).

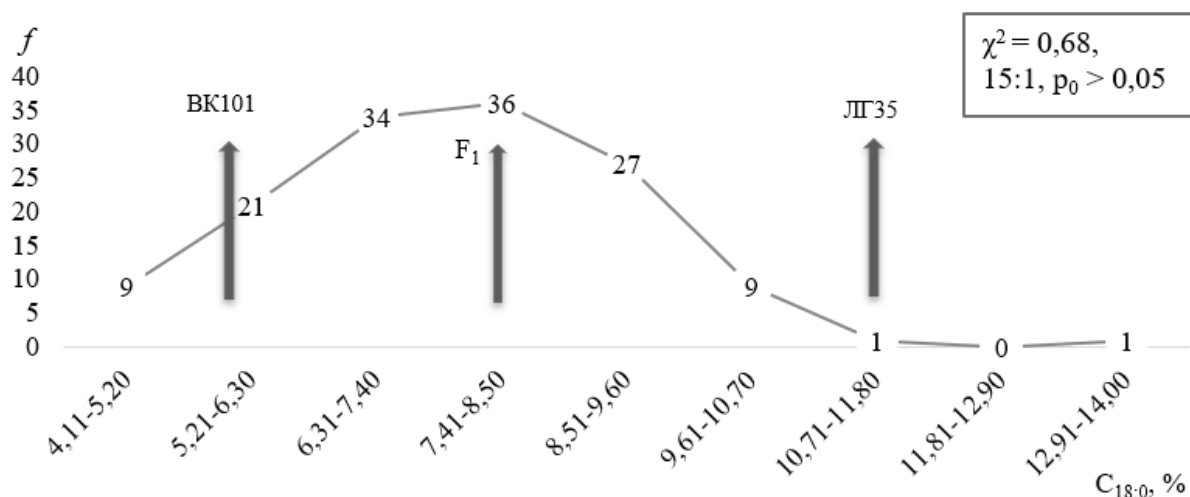


Рисунок 24 – Распределение значений содержания стеариновой кислоты в масле семян поколения F₂ ЛГ35×ВК101, n = 138

При этом наблюдали континуальное варьирование без разделения на дискретные фенотипические классы с частотой появления 1/16 семян (11 из 138 шт.) с мутантным фенотипом, соответствующим линии ЛГ35, что согласуется с дигибридной схемой наследования рецессивного признака 15:1 ($\chi^2 = 0,70$, $p \approx 0,40$).

4.2 Наследование высокостеариновости на среднеолеиновом фоне

При скрещивании линий с различным содержанием стеариновой кислоты ВК1-клп × ЛГ31 на олеиновом фоне, т.е. когда обе родительские линии гомозиготны по мутации высокоолеиновости, в поколении F₁ наблюдается аналогичное неполное доминирование содержания стеариновой кислоты с показателем h/d, равным -0,76 в среднем за два года. Кроме того, в данном случае отмечено и доминирование по олеиновой кислоте с h/d, равным 0,72 в среднем за два года, поскольку в F₁ снято эпистатическое действие мутаций *es* над *Ol* (таблица 31).

Таблица 31 – Наследование признаков высокостеариновости и высокоолеиновости в F_1 ВК1-клп $\times$ ЛГ31

Генотип	2020 г.				2021 г.			
	C _{18:0} , %	h/d	C _{18:1} , %	h/d	C _{18:0} , %	h/d	C _{18:1} , %	h/d
ВК1-клп	3,3	-0,77	90,0	0,84	3,5	-0,74	89,8	0,60
F_1 (ВК1-клп $\times$ ЛГ31)	5,1		88,5		5,4		86,4	
ЛГ31	18,6		70,5		18,0		72,4	

При скрещивании ВК1-клп $\times$ ЛГ31 в поколении F_2 наблюдали распределение значений содержания стеариновой кислоты на три фенотипических класса. Из 148 проанализированных семян к низкостеариновому классу были отнесены 93, к промежуточному – 45 и к высокостеариновому – 10 семян (рисунок 25). Данное распределение также соответствовало дигенной модели комплементарного взаимодействия неаллельных генов с расщеплением 9:6:1 при $\chi^2 = 3,19$, $p \approx 0,203$.

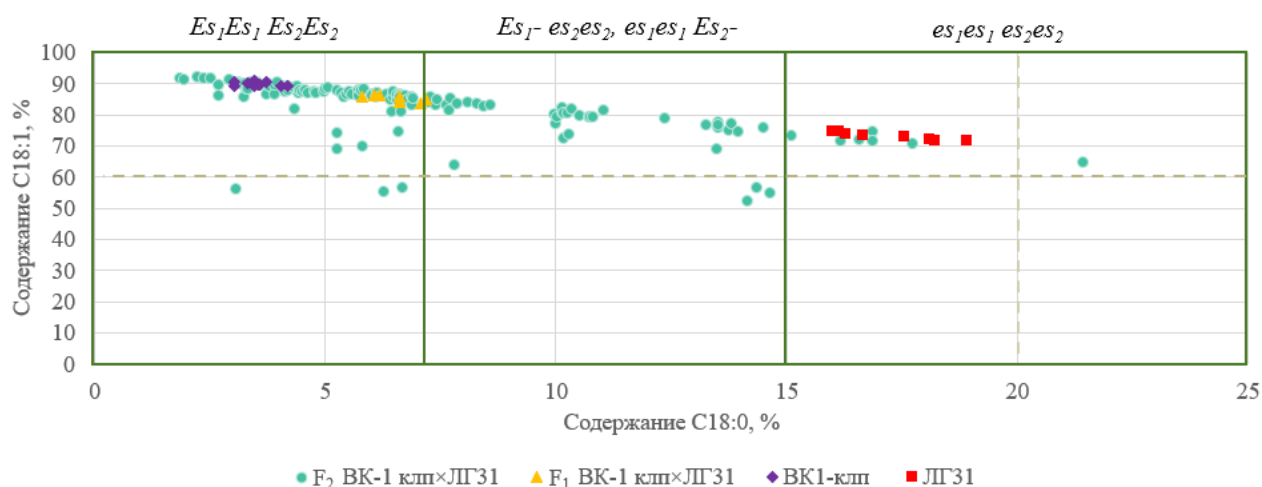


Рисунок 25 – Распределение значений содержания стеариновой и олеиновой жирных кислот в семенах линий ВК1-клп и ЛГ31 и их F_1 и F_2

При этом в масле только одной семянки наблюдали одновременно высокое содержание стеариновой (21,4 %) и олеиновой кислот (64,8 %), что позволяет сделать вывод о наличии дополнительных факторов, оказывающих влияние на десатурацию олеиновой кислоты при наличии в генотипе генов *es1*, *es2* и *Ol*.

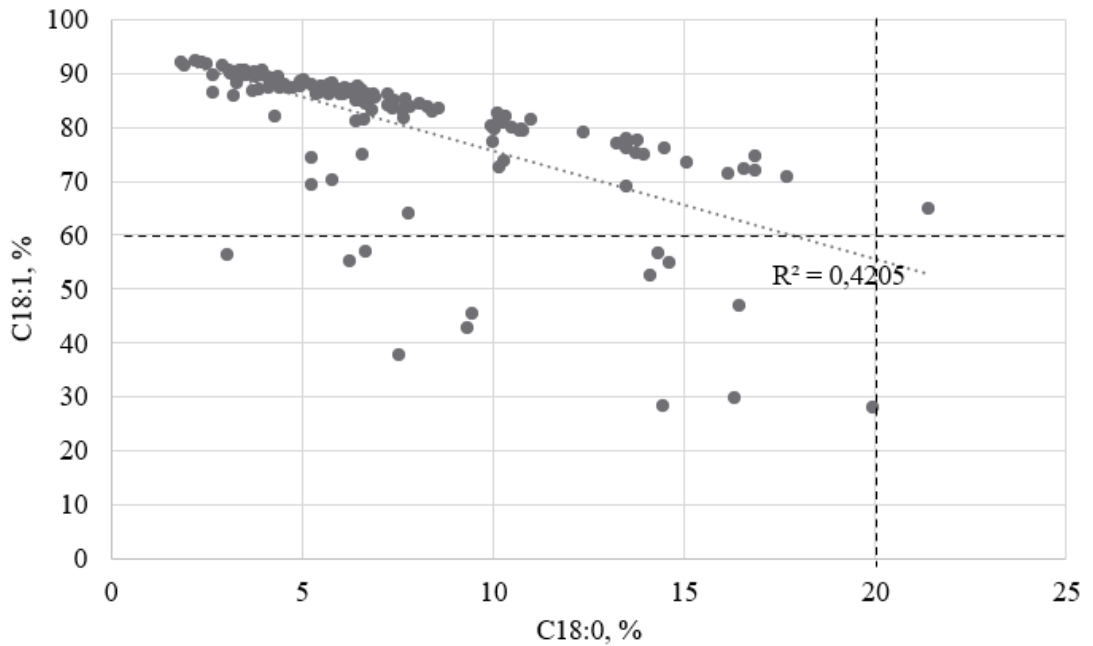


Рисунок 26 – Зависимость содержания стеариновой кислоты от содержания олеиновой кислоты в семенах растений F_2 , выращенных из семян F_1 (ВК1-клп Б $\times$ ЛГ31)

В нашей работе использовали высокостеариновые линии ЛГ31 (15 % $C_{18:0}$) и ЛГ33 (22 % $C_{18:0}$), происходящие из расщепляющейся популяции гибрида, однако первая создана на олеиновом фоне, а вторая – на линолевом. Тем не менее, в обоих случаях рецессивный мутантный фенотип контролируется дигенно. Наши данные соответствуют результатам изучения наследования признака высокостеариновости испанскими учеными. Кроме того, мы также подтверждаем не имеющий доказательного объяснения факт (Salas et al., 2014) более высокого содержания стеариновой кислоты в фенотипе двойной гомозиготы $es_1es_1 es_2es_2$ на линолевом фоне по отношению к олеиновому.

4.3 Рекомбинация мутаций высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости

Для определения возможности рекомбинационного объединения в одном генотипе трех последовательных мутаций жирнокислотного состава масла в семенах подсолнечника в 2022–2024 гг. было выполнено конвергентное скрещивание линий с различными мутациями.

В биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК содержатся инбредные линии, несущие гены мутаций высокопальмитиновости на линолевом – ВК850 (HPLSLO) и олеиновом фоне – ВК805 (HPLSMO), а также линии с мутацией высокостеариновости на линолевом – ЛГ33 (LPHSLO) и олеиновом фоне – ЛГ32 (LPHSMO). Эта международно признанная аббревиатура относительно содержания жирных кислот означает: L – low (низко), M – mid (средне), H – high (высоко), P – palmitic, S – stearic и O – oleic.

В таблице 32 представлен полный жирнокислотный состав изучаемых линий. Нормальный фенотип содержит 5–6 % пальмитиновой кислоты, а высокопальмитиновый – от 17 до 28 %. Линии в норме содержат не более 4 % стеариновой кислоты, а высокостеариновые генотипы – от 17 до 22 %.

Таблица 32 – Жирнокислотный состав масла семян у линий биохимической коллекции подсолнечника (2022–2023 гг.)

Генотип	Линия	Год	Среднее содержание жирной кислоты, %									
			C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
HPLSLO	ВК850	2022	23,2	4,0	2,5	10,8	57,0	0,2	0,2	0,2	1,4	0,5
	ВК850	2023	27,5	7,5	1,4	13,9	47,3	0,1	0,2	0,1	1,6	0,5
HPLSMO	ВК805	2022	17,3	5,1	1,6	66,0	7,4	0,1	0,3	0,4	1,3	0,5
	ВК805	2023	17,9	4,5	1,9	71,2	2,0	0,1	0,3	0,3	1,4	0,4
LPHSLO	ЛГ33	2022	5,9	0,0	22,2	17,2	52,2	0,1	1,1	0,0	1,1	0,1
	ЛГ33	2023	5,7	0,0	17,6	31,7	41,8	0,2	1,2	0,1	1,5	0,2
LPHSMO	ЛГ32	2022	5,4	0,0	18,6	70,0	1,9	0,2	1,6	0,1	1,9	0,3
	ЛГ32	2023	6,4	0,1	19,9	66,7	1,9	0,2	1,7	0,1	2,7	0,4

Линии ВК805 и ЛГ32 также несут мутацию высокоолеиновости, однако наличие генов высокопальмитиновости и высокостеариновости не позволяет

проявится максимально высокому содержанию олеиновой кислоты, поэтому её содержание не превышает 71 % (среднеолеиновый фенотип).

В полевых сезонах 2022 и 2023 гг. выполнили скрещивания данных линий в различных комбинациях генотипов: HPLSLO × LPHSLO, HPLSMO × LPHSMO.

При скрещивании линий ВК805 и ЛГ33, несущих мутации высокопальмитиновости и высокостеариновости на линольном фоне, в поколении F₁ наблюдали низкое содержание пальмитиновой кислоты (9,6 и 8,8 % в 2022 и 2023 гг. соответственно) и низкое содержание стеариновой кислоты (7,2 и 5,8 % в 2022 и 2023 гг. соответственно) (рисунок 27). Таким образом, наследование мутаций высокого содержания насыщенных жирных кислот носит рецессивный характер. Установлено неполное доминирование низкого содержания пальмитиновой ЖК ($h/d = -0,57$ и $-0,72$ в 2022 и 2023 гг. соответственно) и неполное доминирование низкого содержания стеариновой ЖК ($h/d = -0,53$ и $-0,50$ в 2022 и 2023 гг. соответственно).

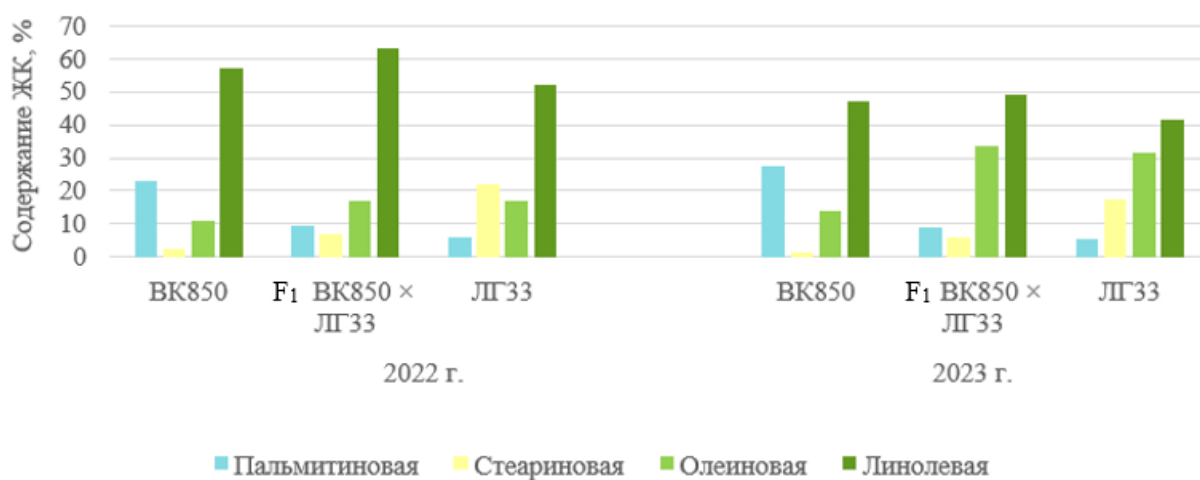


Рисунок 27 – Содержание основных жирных кислот в линиях ВК805 (HPLSLO) и ЛГ33 (LPHSLO) и их гибриде F₁,

При скрещивании линий, несущих мутации высокопальмитиновости (ВК805) и высокостеариновости (ЛГ32) на олеиновом фоне, в поколении F₁

наблюдали низкое содержание пальмитиновой кислоты (7,7 и 6,3 % в 2022 и 2023 гг. соответственно), низкое содержание стеариновой кислоты (3,8 и 4,2 % в 2022 и 2023 гг. соответственно) и высокое содержание олеиновой кислоты (77 и 85 % в 2022 и 2023 гг. соответственно) (рисунок 28). На основании полученных данных можно сделать вывод о доминантном наследовании мутации высокоолеиновости и рецессивном наследовании признаков высокопальмитиновости ($h/d = -0,62$ и $-1,00$ в 2022 и 2023 гг. соответственно) и высокостеариновости ($h/d = -0,74$ и $-0,74$ в 2022 и 2023 гг. соответственно) в F_1 при скрещивании линий, несущих гены высокого содержания насыщенных жирных кислот на олеиновом фоне.

Так как в семенах F_1 содержание пальмитиновой и стеариновой жирных кислот снизилось до нормы, а экспрессивность признака высокоолеиновости возросла благодаря снятию блокирования SAD при гетерозиготном состоянии мутаций высокого содержания насыщенных жирных кислот.

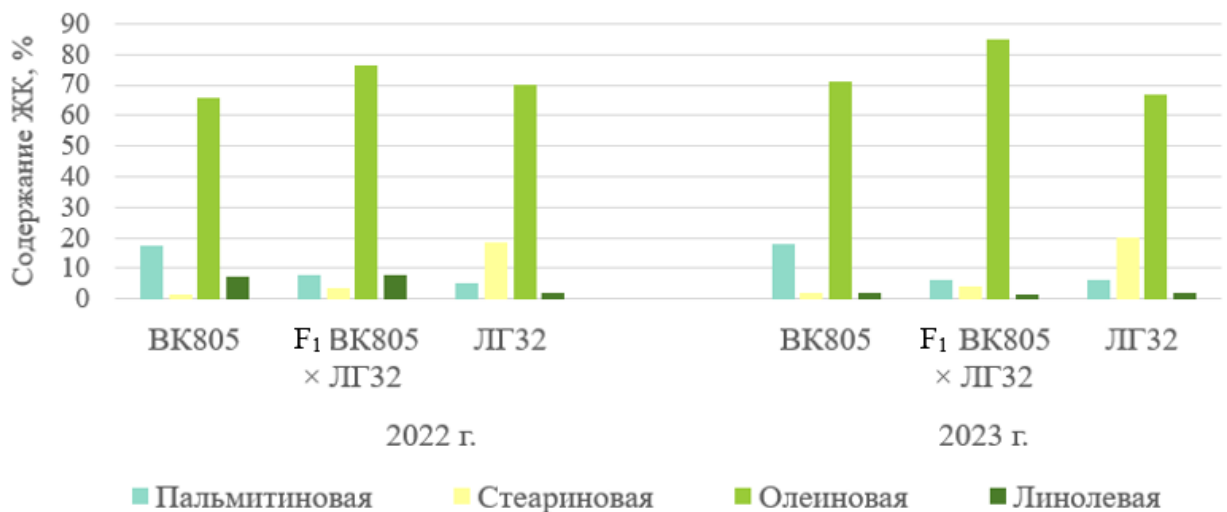


Рисунок 28 – Содержание основных жирных кислот в линиях BK805 (HPLSMO) и LG32 (LPHSMO) и их гибриде F_1

Одна из задач данной работы состояла в экспериментальной проверке возможности объединения в одном генотипе всех известных мутаций состава жирных кислот, а также их максимальной экспрессивности в одном фенотипе.

Однако на основании данных о сложном генетическом контроле мутаций высокопальмитиновости (дигенный, рецессивный), высокостеариновости (дигенный, рецессивный) и высокоолеиновости (моногенный, доминантный) для этого теоретически потребовалось бы проанализировать 5120 отдельных семян при пентагибридном скрещивании в поколении F₂. В этом случае целесообразно применять варианты ступенчатых конвергентных скрещиваний.

Поэтому было принято решение сократить количество участвующих в расщеплении генов, и в гибридизационную пару были подобраны созданные линии, гомозиготные по признаку высокостеариновости. Для этого в 2023 и 2024 гг. провели гибридизацию линии биохимической коллекции ЛГ36 с высоким содержанием стеариновой кислоты (около 19 %) на олеиновом фоне (C18:1 – 65–68 %) с линией ЛГ51 с высоким значением пальмитиновой (около 20 %) и стеариновой кислот (12–14 %), но без мутации высокоолеиновости (таблицы 33 и 34).

Таблица 33 – Показатели вариации содержания основных насыщенных жирных кислот (%) в масле семян линий подсолнечника

Генотип	Сезон	C16:0			C18:0		
		среднее	min	max	среднее	min	max
ЛГ36	2023 г.	6,0	5,6	6,2	19,7	18,0	21,1
	ГП-4	5,6	5,3	6,1	31,0	29,1	33,6
	2024 г.	5,8	5,21	6,72	19,1	16,11	21,01
ЛГ51	2023 г.	19,7	15,7	23,4	14,5	12,3	17,0
	ГП-4	27,0	19,7	32,9	11,6	8,7	15,1
	2024 г.	20,4	13,9	24,8	12,8	9,7	15,6
НСР ₀₅		1,8			1,6		

Для увеличения числа поколений в один календарный год использовали дополнительный этап гибридологического анализа в условиях камеры гидропоники ВНИИМК (ГП-4). Семена линий, полученные в условиях камеры гидропоники, показали более высокое значение содержания насыщенных жирных кислот и олеиновой кислоты (таблицы 33 и 34).

Таблица 34 – Показатели вариации содержания основных ненасыщенных жирных кислот (%) в масле семян линий подсолнечника

Генотип	Сезон	C18:1			C18:2		
		среднее	min	max	среднее	min	max
ЛГ36	2023 г.	66,2	62,0	67,7	3,5	2,1	9,0
	ГП-4	51,5	45,5	56,1	6,1	3,5	10,9
	2024 г.	68,1	66,7	70,5	3,0	1,9	4,04
ЛГ51	2023 г.	12,9	9,7	16,0	48,9	45,3	52,3
	ГП-4	18,1	7,7	27,8	39,4	31,7	52,2
	2024 г.	14,4	9,9	21,0	48,7	44,4	52,6
НСР ₀₅		3,2			3,0		

В гибридных семенах F_1 содержание пальмитиновой кислоты не превышало 10,7 %. Наследование в поколении F_1 C16:0 характеризовалось промежуточным типом в полевых условиях ($h/d = -0,45$ и $-0,34$) и неполным доминированием ($h/d = -0,85$) в условиях камеры гидропоники (таблица 35).

В полевых условиях уровень стеариновой кислоты в семенах первого поколения составлял от 18,9 до 22,1 %, а в камере гидропоники возрос до 32,8 %. Так как обе родительские линии обладали признаком высокостеариновости, в поколении F_1 наблюдали проявление этого признака со значениями h/d от 0,93 до 1,92 (таблица 35).

Несмотря на высокое содержание олеиновой кислоты в масле семян одной из родительских линий, в семенах F_1 её содержание не превышало 16 % в полевых условиях. Таким образом, доминантная мутация высокоолеиновости в данной комбинации скрещиваний не проявлялась. Степень доминирования h/d , равная $-0,96$ и $-0,94$ в 2023 и 2024 гг. соответственно (таблица 35), показывает, что признак высокоолеиновости наследовался в данном F_1 рецессивно. Так как соотношение олеиновой и линолевой жирных кислот отрицательно коррелирует, в гибридных семенах закономерно наблюдалось высокое содержание линолевой кислоты (около 51 % в полевых условиях).

Таблица 35 – Степень доминирования в семенах F₁ ЛГ36×ЛГ51

Жирная кислота	Содержание жирной кислоты, %			h/d
	P ₁	F ₁	P ₂	
	2023 г.			
Пальмитиновая	6,0	9,8	19,7	-0,45
Стеариновая	19,7	22,1	14,5	1,92
Олеиновая	66,2	13,9	12,9	-0,96
Линолевая	3,5	50,6	48,9	1,07
	ГП-4			
Пальмитиновая	5,6	7,3	27,0	-0,85
Стеариновая	31,0	32,8	11,6	1,25
Олеиновая	51,5	29,8	18,1	0,33
Линолевая	6,1	25,0	39,4	0,16
	2024 г.			
Пальмитиновая	5,8	10,7	20,4	-0,34
Стеариновая	19,1	18,9	12,8	0,93
Олеиновая	68,1	16,0	14,4	-0,94
Линолевая	2,5	51,0	48,7	1,10

Для подтверждения генотипического статуса скрещивания семена родительских линий ЛГ36 и ЛГ51 и их F₁ протестировали на наличие молекулярного маркера гена высокоолеиновости *Ol*. Линия ЛГ51 показала отсутствие мутации, а линия ЛГ36 – ее наличие, что соответствует их фенотипам. В семенах поколения F₁ также было установлено наличие гена *Ol*, хотя фенотипически данная мутация не проявлялась. В качестве контрольных линий были взяты высокостеариновые среднеолеиновые ВК101-вс и ВК305-вс, а также линолевые линии ВК305 и ЛГ35. Для всех контрольных образцов установлено соответствие генотипа и фенотипа по признаку содержания олеиновой кислоты.

Таким образом, анализируя данные наследования жирнокислотного состава масла в семенах гибридов первого поколения, можно сделать вывод о полном подавлении фенотипического проявления гена высокоолеиновости *Ol* в гетерозиготе при наличии мутации высокопальмитиновости в гетерозиготном состоянии и мутации высокостеариновости в гомозиготном состоянии.

Растения F_1 самоопыляли в полевых условиях в 2024 г. и в условиях камеры гидропоники (ГПЗ). Семена F_2 , полученные в камере гидропоники, анализировали по составу жирных кислот с использованием метода «прижизненного» анализа, а семена F_2 , полученные в полевых условиях, анализировали классическим методом в целом семени. В каждом поколении F_2 изучали по 160 семян.

По содержанию всех десяти жирных кислот установлена широкая изменчивость. Размах вариации (R) по содержанию пальмитиновой кислоты в полевых условиях составил 26,57 %, стеариновой – 21,75 %, олеиновой – 72,6 % и линолевой – 64,17 % (таблица 36). Максимальные значения минорных жирных кислот изменялись в широких пределах: от 0,18 % для эйкозеновой до 2,71 % для бегеновой и 2,35 % для пальмитолеиновой. Сумма насыщенных жирных кислот варьировала в полевых условиях от 16,98 до 42,96 %.

Таблица 36 – Показатели изменчивости содержания жирных кислот (%) в масле семян F_2 (поле, 2024 г.)

Показатель	$\bar{x}$	m_x	s_x	s_x^2	R	min	max
Пальмитиновая	12,16	0,49	6,18	38,20	26,57	5,25	31,82
Пальмитолеиновая	0,29	0,03	0,41	0,17	2,35	0,03	2,38
Стеариновая	15,58	0,37	4,69	22,04	21,75	6,03	27,78
Олеиновая	27,10	1,82	23,05	531,42	72,60	5,04	77,64
Линолевая	41,49	1,59	20,17	406,93	64,17	2,30	66,47
Линоленовая	0,08	0,01	0,08	0,01	0,89	0,00	0,89
Арахидовая	1,15	0,02	0,27	0,07	1,30	0,50	1,80
Эйкозеновая	0,07	0,00	0,04	0,00	0,18	0,01	0,19
Бегеновая	1,77	0,03	0,40	0,16	2,71	0,09	2,80
Лигноцериновая	0,31	0,01	0,06	0,00	0,34	0,16	0,50
Сумма НЖК	30,98	0,46	5,82	33,82	25,98	16,98	42,96

В условиях камеры гидропоники размах вариации содержания основных жирных кислот имел более широкие пределы для стеариновой кислоты – 32,10 %, а для олеиновой и линолевой кислот данный показатель сократился до 68,91 и 59,16 %, а для пальмитиновой кислоты практически не изменился в сравнении с полевыми условиями (таблица 37). Однако средние значения для вариационных рядов были различными. Содержание пальмитиновой и

линолевой кислот было выше в полевых условиях, а стеариновой и олеиновой кислот накапливалось больше в семенах в условиях гидропоники. Уровень суммы насыщенных жирных кислот в условиях гидропоники был в среднем больше на 6 %, лимиты изменчивости также были выше – от 20,91 до 50,15 %.

Однако, несмотря на данные различия, полигоны распределения значений основных жирных кислот в анализируемых семянках поколения F_2 имеют сходный характер (рисунки 29 и 30).

Таблица 37 – Показатели изменчивости содержания жирных кислот (%) в масле семян F_2 (ГПЗ, 2024 г.)

Показатель	$\bar{x}$	m_x	s_x	s_x^2	R	min	max
Пальмитиновая	8,76	0,37	4,74	22,46	26,70	3,91	30,61
Пальмитолеиновая	0,09	0,01	0,17	0,03	1,37	0,01	1,38
Стеариновая	23,89	0,51	6,51	42,34	32,10	6,17	38,27
Олеиновая	35,34	1,68	21,29	453,25	68,91	6,89	75,80
Линолевая	27,63	1,39	17,54	307,72	59,16	2,26	61,42
Линоленовая	0,12	0,00	0,05	0,00	0,29	0,03	0,32
Арахидовая	1,43	0,03	0,36	0,13	1,76	0,46	2,22
Эйкозеновая	0,07	0,00	0,05	0,00	0,33	0,01	0,34
Бегеновая	2,38	0,04	0,52	0,27	2,67	1,14	3,81
Лигноцериновая	0,29	0,01	0,13	0,02	0,88	0,02	0,90
Сумма НЖК	36,75	0,53	6,70	44,85	29,24	20,91	50,15

В связи с главной задачей отбора трех мутаций в одном генотипе в поколении F_2 вариационный ряд расщепления строили не по значениям содержания отдельной жирной кислоты, а по совокупности значений четырех основных ЖК. Искомым генотипом был *p1p1p2p2 eslesles2es2 OlOl* с фенотипом НРНСМОЛЛ (высокопальмитиновый, высокостеариновый, среднеолеиновый, низколинолевый), для этого отбирали семянки с одновременно повышенным содержанием пальмитиновой (> 10 %), стеариновой (> 10 %), а также низким содержанием линолевой (< 10 %), и повышенным или средним содержанием олеиновой (> 45 %) ЖК. В результате в опыте в условиях гидропоники пять семянок относились к данному типу, а в полевых условиях – две семянки при $n = 160$ (выделены красным цветом на рисунках 29 и 30).

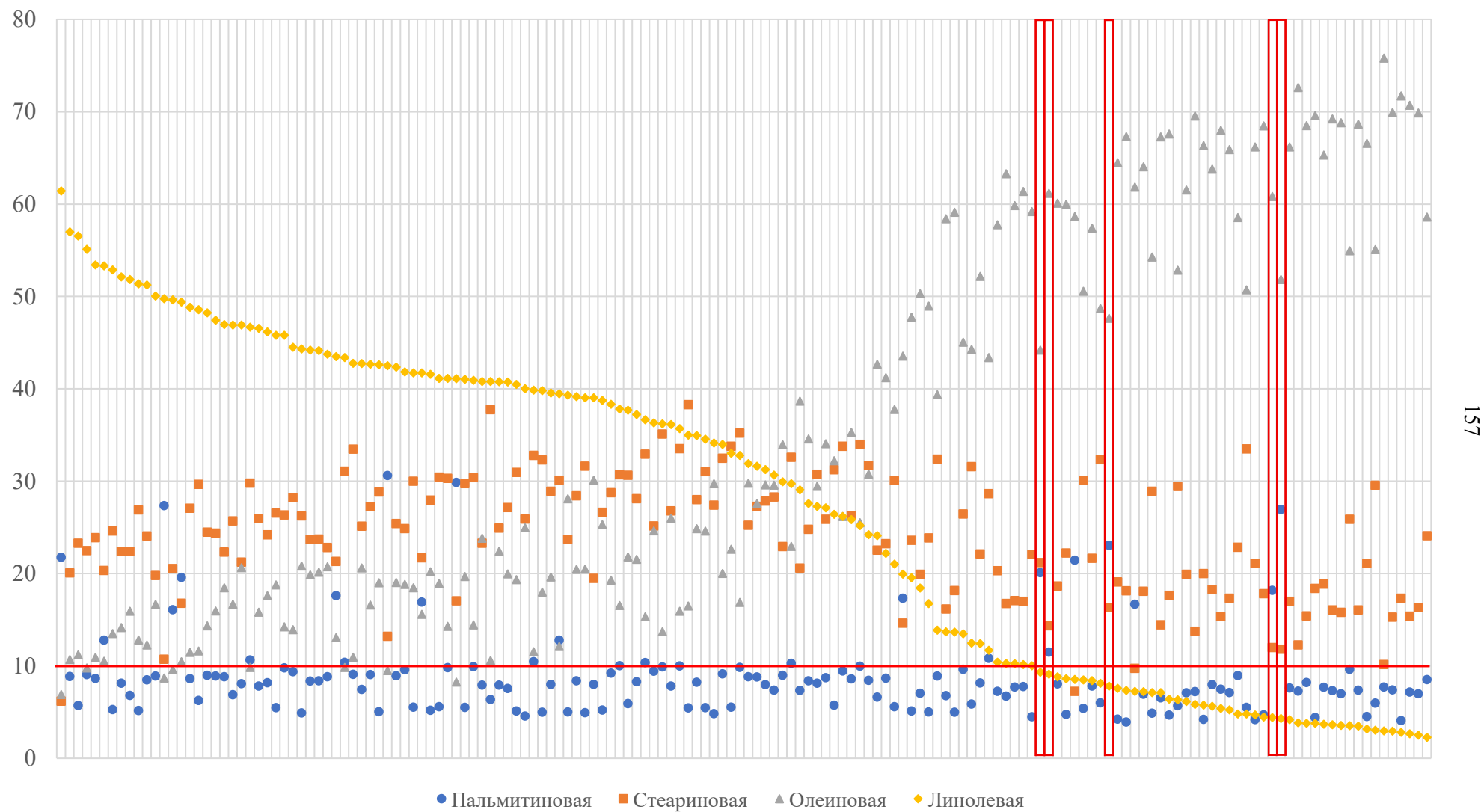


Рисунок 29 – Изменчивость содержания жирных кислот (%) в отдельных семенах поколения F_2 от скрещивания ЛГ36×ЛГ51, ГПЗ 2023 г. (n = 145)

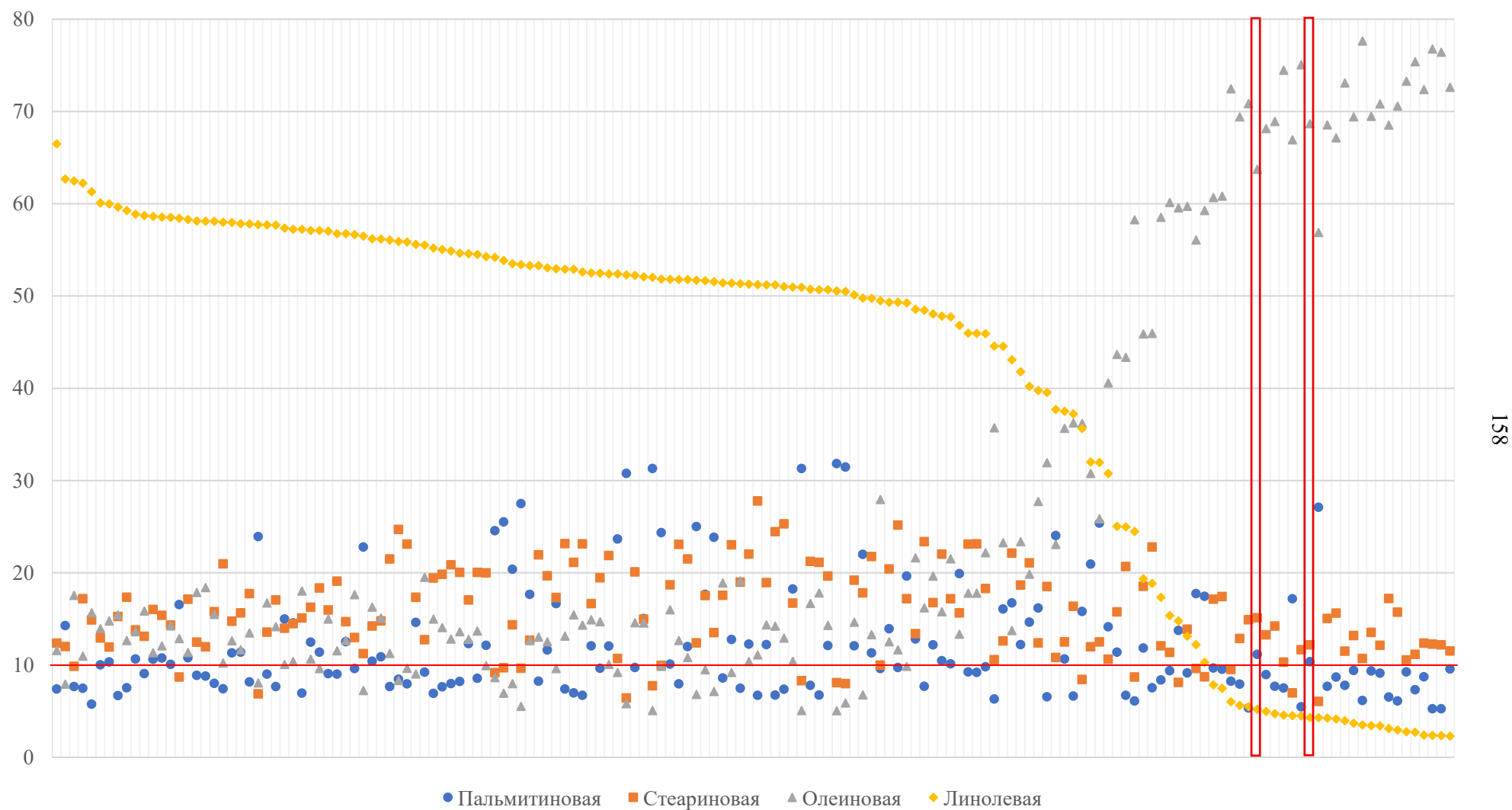


Рисунок 30 – Изменчивость содержания жирных кислот (%) в отдельных семенах поколения F_2 от скрещивания ЛГ36×ЛГ51, поле 2024 г. (n = 145)

На основании сходимости типов распределения значений в каждом из вариационных рядов данные выборки были объединены, что было целесообразно для выполнения требования использования критерия Пирсона о пяти значениях в теоретическом классе с минимальной численностью. В результате суммарное фактическое расщепление 313:7 соответствовало отношению 63:1 для гомозиготы по трем генам при $\chi^2 = 0,81$ при $p \approx 0,367$.

Расщепление в F_2 по содержанию олеиновой кислоты соответствовало моногенному рецессивному типу 3:1 при $\chi^2 = 0,83$ в полевых условиях и $\chi^2 = 0,30$ в условиях камеры гидропоники ($\chi^2_{st} = 3,84$, $p > 0,05$) (таблица 38).

Таблица 38 – Расщепление по содержанию олеиновой кислоты (%) в масле семян поколения F_2 ЛГ36×ЛГ51

Условия опыта	Фенотипический класс	Границы класса	Фактическое расщепление	Теоретически ожидаемое расщепление, 3:1	χ^2
Поле 2024 г.	норма	5,0–46,0	125	120	0,83
	мутантный	56,0–78,0	35	40	
ГПЗ	норма	6,0–55,0	117	120	0,30
	мутантный	57,1–76,0	43	40	

Для получения семян поколения F_3 в пробки из минеральной ваты были высеяны 145 «половинок» семян, часть из них оказалась нежизнеспособной, проросли только 117 семян. Были получены потомства 84 растений F_2 . Количество семян на одном растении колебалось от 8 до 1230 шт. Образцы, показавшие низкую продуктивность, были исключены из дальнейшего изучения.

Всего проанализировали 76 семей F_3 . Состав жирных кислот определяли в средней пробе семян каждого растения. В масле семян растений поколения F_3 установлена широкая изменчивость по содержанию пальмитиновой ЖК от 4,28 до 24,16 %, олеиновой кислоты – от 15,02 до 69,30 %, линолевой – от 3,17 до 43,65 % (таблица 39). Средние значения вариационных рядов по каждой жирной кислоте в семенах F_3 были близкими к значениям, полученным в

предыдущем поколении. При этом коэффициент наследуемости в ряду родитель – потомок для пальмитиновой кислоты составил 0,51, для стеариновой – 0,38, для олеиновой – 0,44, для линолевой – 0,38.

Таблица 39 – Показатели изменчивости содержания жирных кислот (%) в масле семян семей F₃ (ГП4, 2024 г.)

Кислота/признак	$\bar{x}$	m_x	s_x	s_x^2	R	min	max
Пальмитиновая	9,87	0,51	4,44	19,69	19,88	4,28	24,16
Пальмитолеиновая	0,12	0,01	0,12	0,02	0,63	0,01	0,64
Стеариновая	24,94	0,61	5,28	27,83	22,41	14,48	36,89
Олеиновая	37,35	1,47	12,78	163,42	54,28	15,02	69,30
Линолевая	23,46	1,15	10,05	101,07	40,48	3,17	43,65
Линоленовая	0,14	0,01	0,05	<0,01	0,20	0,06	0,26
Арахидовая	1,62	0,03	0,29	0,08	1,11	1,03	2,14
Эйкозеновая	0,04	<0,01	0,03	<0,01	0,17	0,02	0,19
Бегеновая	2,18	0,05	0,42	0,17	1,85	1,35	3,20
Лигноцериновая	0,29	0,01	0,07	<0,01	0,37	0,12	0,49
Сумма НЖК	38,89	0,62	5,43	29,49	25,83	23,54	49,37
Йодное число	73,27	0,98	8,58	73,57	43,91	55,72	99,63

По всем основным жирным кислотам были составлены вариационные ряды (рисунок 31). В поколении F₃ две семьи имели низкое, 31 семья показала нормальное содержание пальмитиновой кислоты, только пять семей содержали более 20 % C16:0. Модальным классом оказался среднепальмитиновый (MP) с содержанием C16:0 от 10 до 16 %. Оценка генотипов поколения F₂ по фенотипу F₃ показала, что расщепление по содержанию пальмитиновой кислоты также соответствовало дигенному типу при $\chi^2 = 0,01$, а частота появления высокопальмитинового фенотипа, гомозиготного по рецессивному аллелю $p1$ и модификатору $p2$, составляла 1/16.

По содержанию стеариновой кислоты все семьи F₃ вошли в высокостеариновый класс (HS) (рисунок 31), что закономерно при скрещивании двух высокостеариновых родительских линий. Однако уровень стеариновой кислоты в масле семян отдельных растений варьировал от 14,48

до 36,89 % (таблица 39). Такая высокая изменчивость содержания С18:0 обусловлена генетическим фоном, т.е. наличием других мутаций биосинтеза жирных кислот в одном генотипе. При отсутствии генов высокопальмитиновости и высокоолеиновости наблюдали максимальную экспрессивность признака высокостеариновости (29–37 %).

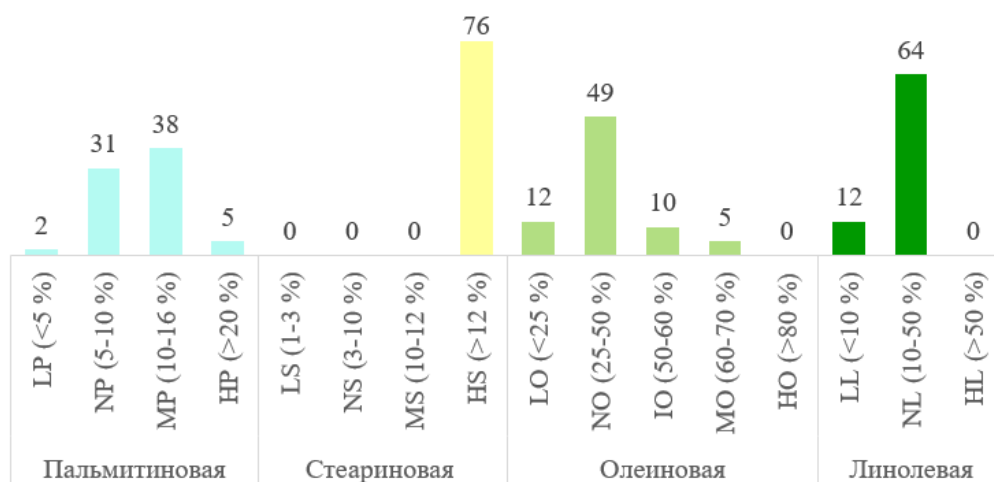


Рисунок 31 – Полигон распределения частот фенотипических классов содержания основных жирных кислот в масле семян поколения F₃

По содержанию олеиновой кислоты модальным был класс с нормальным (NO) уровнем С18:1 (25–50 %). Высокоолеиновый (HO) класс характеризовался отсутствием растений, так как во всех семенах установлено высокое содержание стеариновой кислоты, что исключает возможность накопления олеиновой кислоты более 80 %. При этом в повышеноолеиновый (IO) и среднеолеиновый (МО) классы вошли 10 и 5 растений соответственно, которые несут мутацию высокоолеиновости, однако ее максимальное фенотипическое проявление подавляется мутациями высокостеариновости и высокопальмитиновости (рисунок 31). Данное расщепление в поколении F₃ характерно для моногенного рецессивного наследования признака высокоолеиновости в изучаемой комбинации скрещивания при $\chi^2 = 1,12$.

По уровню накопления линолевой кислоты растения F_3 разделились на два фенотипических класса – низколинолевый (LL) и с нормальным (NL) содержанием C18:2. При этом в данном расщеплении нет растений в высоколинолевом фенотипическом классе. Особый интерес представляли 10 семей LL с содержанием НЖК более 30 % (рисунок 32а).

Анализ жирнокислотного состава позволил выявить пять уникальных семей: № 25, 64, 73, 105 и 111, в семенах которых установлено фенотипическое проявление всех изучаемых мутаций (рисунок 32б, таблица 40). Данные семьи показали средний уровень содержания пальмитиновой кислоты (MP) – от 10,98 до 14,68 %, высокое содержание стеариновой кислоты (HS) – от 18,69 до 22,19 %, повышенное содержание олеиновой кислоты (IO) – от 51,06 до 54,87 %, низкое содержание линолевой кислоты (LL) – менее 10 %. Наличие растений с таким составом масла семян доказывает возможность рекомбинации мутаций высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости в одном генотипе и их фенотипического проявления.

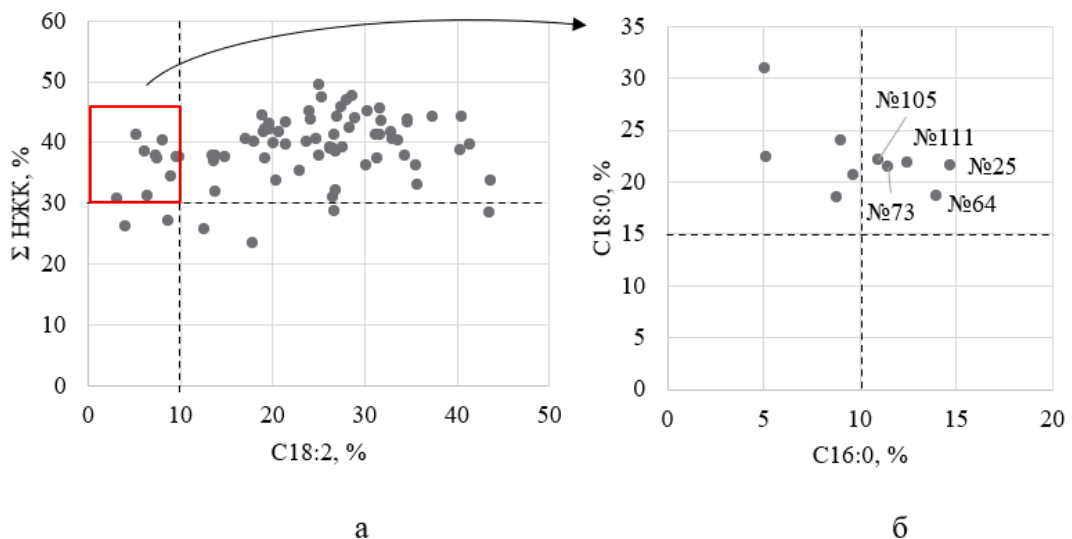


Рисунок 32 – Диаграмма рассеивания значений содержания основных жирных кислот в масле семян F_3 (а – зависимость содержания линолевой кислоты (C18:2) и суммы НЖК; б – зависимость содержания пальмитиновой (C16:0) и стеариновой (C18:0) кислот)

Среди 76 изученных семей одна (семья № 15) отличалась одновременно высоким содержанием пальмитиновой и стеариновой кислот – 21,20 и 23,11 % соответственно (таблица 40). Кроме того, в семенах данной семьи содержится около 23,11 % олеиновой кислоты и 25,16 % линолевой, т.е. основные жирные кислоты представлены в почти равных долях. По сумме насыщенных жирных кислот данная семья показала максимальное значение среди изучаемых семей F_3 – 49,37 %. Уникальными были семьи под номерами 19, 27, 51 и 85 с содержанием стеариновой ЖК более 33 % (таблица 40), так как данная жирная кислота была преобладающей в составе масла данных образцов. Ранее образцы с подобным составом масла семян не удавалось обнаружить и отобрать.

В 2025 г. в полевых условиях были высеяны семена 22 семей F_3 (I_2F_1) с различными соотношениями жирных кислот в масле семян. По разным причинам (семена не взошли, растения погибли от ложной мучнистой росы, были стерильными) часть семей выбыла из дальнейшей работы. Для 13 семей получили потомство F_4 (I_3F_1). Полученные семена проанализировали по содержанию жирных кислот в средних пробах семян (таблица 41).

Таблица 40 – Жирнокислотный состав (%) масла в семенах семей F_3 (ГП4, 2024 г.)

№ семьи	C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0	Сумма НЖК	ЙЧ
NPHSNONL												
19	6,07	0,02	33,92	26,98	28,90	0,16	1,90	0,04	1,79	0,23	43,91	73,73
27	6,38	0,02	36,33	23,35	28,63	0,24	2,12	0,03	2,63	0,26	47,72	70,34
51	5,47	0,01	36,89	24,86	28,09	0,10	2,11	0,04	2,19	0,23	46,89	70,33
85	6,26	0,01	33,08	28,61	26,96	0,16	2,10	0,03	2,45	0,34	44,23	71,75
HPHSNONL												
15	21,2	0,25	23,11	25,16	25,01	0,16	1,74	0,06	3,06	0,26	49,37	65,66
MPHSIOLL												
25	14,68	0,28	21,66	51,06	8,12	0,15	1,58	0,05	2,12	0,30	40,34	58,67
64	14,00	0,22	18,69	54,39	7,32	0,20	1,57	0,08	3,20	0,33	37,79	60,25
73	11,46	0,13	21,41	52,25	9,86	0,11	1,55	0,03	2,92	0,27	37,61	62,45
105	10,98	0,14	22,17	54,87	7,43	0,12	1,60	0,05	2,23	0,42	37,40	60,54
111	12,46	0,26	21,92	54,83	6,12	0,11	1,78	0,06	2,18	0,28	38,62	58,34

Таблица 41 – Жирнокислотный состав (%) масла в семенах поколения I₂F₁ и I₃F₁

Поколение I ₂ F ₁ (ГП-4, 2024 г.)							Поколение I ₃ F ₁ (поле, 2025 г.)						
Семья	Среднее содержание жирной кислоты				Σ НЖК	ЙЧ	Номер образца	Среднее содержание жирной кислоты				Σ НЖК	ЙЧ
	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2				C16:0	C18:0	C18:1	C18:2		
№11	9,69	27,31	38,45	19,23	42,09	69,88	394/1p1	12,33	19,78	32,15	31,25	36,28	86,00
№25	14,68	21,66	51,06	8,12	40,34	61,34	395/2p1	11,53	17,19	64,21	2,16	33,11	62,32
№28	10,98	25,38	42,01	17,06	40,63	69,27	396/2p1	8,23	14,06	60,66	12,84	26,19	78,27
							396/2p2	6,59	16,62	67,02	4,48	28,27	68,73
							396/2p3	17,34	14,11	46,74	16,12	36,07	72,45
№38	13,23	26,7	21,35	34,66	43,76	82,33	397/1p1	12,28	15,76	13,42	55,21	30,98	112,66
							397/1p2	7,82	17,36	20,82	50,36	28,61	110,28
							397/1p3	12,16	11,72	13,29	60,13	26,12	121,48
							397/1p4	11,92	14,39	12,16	58,62	28,74	117,80
							397/1p5	7,55	14,8	15,62	59,42	24,7	122,11
							397/1p6	11,93	14,67	29,21	40,66	29,6	100,58
							397/1p8	11,91	18,38	14,81	51,57	33,1	107,41
№64	14	18,69	54,39	7,32	37,79	62,99	397/2p1	11,43	12,18	69,73	2,77	27,01	68,30
							397/2p2	8,84	17,57	64,61	4,45	30,67	66,58
							397/2p3	9,77	18,97	64,07	1,92	33,73	61,53
							397/2p4	7,24	16,48	69,42	2,51	27,78	67,44
							397/2p5	9,21	16,01	67,11	2,97	29,62	66,16
							397/2p6	9,36	18,82	64,24	2,85	32,63	63,33
							397/2p7	12,95	15,74	60,42	6,17	32,84	66,18
№57	24,16	15,49	34,44	21,51	43,22	71,05	399/1p1	19,33	9,28	60,31	6,97	31,42	68,23
№66	12,03	21,82	48,26	13,48	37,89	68,43	400/1p1	9,64	15,05	56,36	15,05	28,19	78,43
№73	11,46	21,41	52,25	9,86	37,61	65,29	400/2p1	10,48	13	62,15	10,13	27,23	74,86
№80	10,08	23,64	47,15	14,9	37,64	69,84	401/1p1	7,12	17,16	38,77	33,37	27,64	95,61
							401/1p2	9,95	13,14	40,4	32,76	26,45	96,17
							401/1p3	11,17	15,97	14,09	56	29,53	114,68
							401/1p4	9,84	13,43	52,65	20,49	26,36	85,09
							401/1p5	20,45	9,43	10,2	56,09	32,41	112,29
							401/1p6	10,93	11,14	64,65	8,32	26,4	73,90
№99	11,06	18,65	45,47	20,47	33,72	78,49	401/2p1	23,76	11,25	13,37	47,64	37,69	99,81
							401/2p2	7,64	18,22	26,23	44,84	28,77	105,04
							401/2p3	19,38	11,28	20,02	45,85	33,16	102,10
							401/2p4	13,38	14,15	39,77	28,96	30,68	88,92
							401/2p5	9,84	13,68	31,07	42,66	25,98	105,58
							401/2p6	13,56	9,39	57,91	15,22	26	80,67
							401/2p2 1	10,16	17,46	41,53	26,56	31,5	86,02
401/2p7	17,56	15,2	11,22	52,03	35,89	105,36							
№101	10,76	25,01	38,81	21,4	39,57	74,02	402/1p1	9,47	12,32	55,71	18,45	25,48	83,97
							402/1p2	8,73	16,53	37,36	33,34	28,99	94,39
							402/1p3	10,53	12,83	57,96	14,11	27,46	78,27
№110	11,9	20,79	49,11	13,65	36,88	69,50	403/1p1	9,88	13,43	52,16	20,66	26,8	84,82
							403/1p2	7,02	15,89	38,01	35,6	26,18	98,95
							403/1p3	5,99	12,31	75,18	2,76	21,81	72,91
							403/1p1 1	11,02	9,72	61,35	14,55	23,5	82,27
							403/1p4	11,74	11,99	55,19	16,52	27,81	80,10
№149	9,66	20,64	56,24	9,02	34,42	67,47	404/1p1	9,83	12,57	71,05	2,15	26,4	68,26
							404/1p2	9,01	10,02	75,23	1,87	22,34	71,66

Потомства семей №25, 64 и 73 с искомым сочетанием генов (НPHSMOLL) после самоопыления также показали фенотипическое проявление наличия всех мутаций в одном генотипе (таблица 41). Потомство семьи №25 – образец № 395/2p1 содержал 11,53 % C16:0, 17,19 % C18:0, 64,21 % C18:1 и 2,16 % C18:2, а сумма НЖК в семенах данного растения составила 33,11 %. Данный образец выделен в отдельную линию генетической коллекции ЛГ50. Растения данной линии однокорзиночные, несут также ген восстановления фертильности пыльцы (*Rf*) (рисунок 33).

Потомства семей №11, 38 показали фенотип линолевого типа с различным соотношением пальмитиновой и стеариновой кислот, однако несмотря на отсутствие мутации высокоолеиновости содержание отдельных насыщенных кислот и их сумма были не выше, чем у родительской линии ЛГ51.



Рисунок 33 – Растение линии подсолнечника ЛГ50 в фазе цветения
(поле, июль 2026 г.)

Потомства семей №28, 66, 80, 99, 101 и 110 характеризовались нестабильным содержанием основных жирных кислот в семенах отдельных растений, что свидетельствует об их гетерозиготном состоянии по изучаемым признакам.

Потомства семьи №149 отличались максимально высоким в пределах среднеолеинового класса содержанием C18:1 (около 71–75 %) при повышенном содержании пальмитиновой и стеариновой кислот относительно нормы.

Таким образом, в данной генотипической среде (при наличии всех мутаций состава жирных кислот масла семян подсолнечника в скрещивании) пенетрантность доминантного аллеля *Ol* равна 0 %. Как следствие, характер наследования признака высокоолеиновости приобретает черты, типичные для рецессивного типа. Данный факт подтверждает теорию о неполной пенетрантности гена высокоолеиновости *Ol* в различных генотипических средах (Demurin, Škorić, 1996).

При совместном снижении активности KAS II и SAD (Garces et al., 2000; Cantisán et al., 2000) формируется двойной метаболический блок, нивелирующий фенотипический эффект мутации в гене *FAD2*, ассоциированной с высокоолеиновостью масла семян подсолнечника. Ограничение активности KAS II приводит к уменьшению синтеза стеариновой кислоты (18:0-АПБ) – ключевого предшественника в биосинтезе длинноцепочечных жирных кислот, одновременно подавление SAD дополнительно лимитирует конверсию 18:0-АПБ в олеиновую кислоту (18:1-АПБ). Вследствие этого пул субстрата для *FAD2* оказывается критически сниженным, что препятствует десатурации олеиновой кислоты до линолевой. Таким образом, мутация, направленная на подавление активности *FAD2*, не обеспечивает ожидаемого накопления олеиновой кислоты из-за дефицита субстрата, обусловленного нарушением предшествующих этапов метаболического пути. Это свидетельствует о том, что фенотипическая реализация признака определяется не только самим целевым геном, но и

совокупным эффектом генетического фона, формирующего условия для его экспрессии.

Однако полного фенотипического подавления мутации высокоолеиновости при наличии мутаций высокопальмитиновости и высокостеариновости в одном генотипе не происходит, так как в поколении F_2 с частотой 5:285 установлена рекомбинация всех мутаций жирнокислотного состава и их фенотипической экспрессивности. При этом в семенах такого рекомбинантного генотипа в F_2 наблюдается одновременное повышенное содержание пальмитиновой (от 10,98 до 14,68 %), стеариновой (от 18,69 до 22,19 %) и олеиновой (от 51,06 до 54,87 %) жирных кислот относительно их нормального содержания в традиционном масле семян подсолнечника.

Впервые в мире экспериментально получена пентагенная полимутантная линия ЛГ50, обладающая фенотипическим проявлением всех известных мутантных аллелей состава жирных кислот (*p1*, *p2*, *es1*, *es2* и *Ol*). Факт рекомбинации аллелей, детерминирующих признаки высокопальмитиновости, высокоолеиновости и высокостеариновости, удалось не только установить в расщепляющейся популяции, но и закрепить в последующих инбредных поколениях. Полученные результаты демонстрируют возможность целенаправленного конструирования сложных жирнокислотных профилей путём комбинирования соответствующих мутаций с последующей их фиксацией в гомозиготном состоянии.

ГЛАВА 5 СЕЛЕКЦИЯ ВЫСОКОПРОДУКТИВНЫХ И УСТОЙЧИВЫХ К ЗАРАЗИХЕ ГИБРИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА С ВЫСОКИМ СОДЕРЖАНИЕМ СТЕАРИНОВОЙ КИСЛОТЫ

С 2018 г. параллельно с созданием линий-доноров была начата работа по введению признака высокостеариновости в материнские и отцовские компоненты гибридов. За основу были взяты четыре селекционные материнские линии-закрепители стерильности из коллекции ВНИИМК – ВК101, ВК934, ВК732 и ВК1-клп, а также четыре отцовские линии-восстановители фертильности пыльцы – ВК508, ВК305, ВК941 и ЭОЛ-13.

5.1 Создание высокостеариновых среднеолеиновых материнских линий подсолнечника

Линия ВК101 отличается высокой комбинационной способностью, является родительской формой гибридов Тайфун и Тайзар. Линия ВК1-клп имеет высокое содержание олеиновой кислоты в масле семян и устойчивость к имидазолиновым гербицидам. Линии ВК934 и ВК732 содержат ген высокоолеиновости *Ol*.

Для ускорения процесса создания линий с новыми признаками выращивание растений проводили в полевых условиях и в камерах ФТК в зимний период.

Все созданные линии в 2025 г. были описаны по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений (ООС) по методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Полное описание 42 морфологических признаков по форме ООС новых высокостеариновых материнских селекционных линий отражено в Приложении А.

Фотографии растений новых материнских высокостеариновых линий в период цветения и технологической спелости, а также соцветия, листа, корзинки в технической спелости и семян представлены в приложении Д.

Создание линии ВК101-вс

В 2018 г. растения линии ВК101 после ручной кастрации опылили пылью источника признака высокостеариновости. Затем выполняли одно возвратное скрещивание на ВК101. Далее с 2019 г. проводили самоопыление с оценкой содержания основных жирных кислот в каждом поколении семян отдельных самоопыленных корзинок. В 2020–2021 гг. в ФТК начали создание стерильного ЦМС-аналога (А-формы) фертильной линии ВК101-вс Б (рисунок 34).

	♀ ВК101	×	♂ Источник	
2018 г.	Поле	F ₁		
		↓		
2018–2019 гг.	ФТК	BC ₁		
		↓		
2019 г.	Поле	I ₁ BC ₁		
		↓		
2019–2020 гг.	ФТК	I ₂ BC ₁		
		↓		
2020 г.	Поле	I ₃ BC ₁		
		↓		
2020-2021 гг.	ФТК	I ₄ BC ₁	→	BC ₁ ЦМС
		↓		
2021 г.	Поле	I ₅ BC ₁	→	BC ₂ ЦМС
		↓		
2021–2022 гг.	ФТК	I ₆ BC ₁	→	BC ₃ ЦМС
		↓		
2022 г.	Поле	I ₇ BC ₁	→	BC ₄ ЦМС
		↓		
2023 г.	Поле	I ₈ BC ₁	→	BC ₅ ЦМС
		↓		
2024 г.	Поле	I ₉ BC ₁	→	BC ₆ ЦМС
		↓		
2025 г.	Поле	I ₁₀ BC ₁	→	BC ₇ ЦМС
		ВК101-вс Б		ВК101-вс А

Рисунок 34 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой материнской линии ВК101-вс в Б и А формах

На начальных селекционных этапах для дальнейшего посева отбирали только потомство растений с содержанием стеариновой кислоты больше 10 %, а также содержанием линолевой кислоты менее 15 %. После поколения I₅ высевали семена из корзинок, в средних пробах которых содержание линолевой кислоты было ниже 5 %, и стеариновой кислоты более 13 % (таблица 42). С поколения I₅BC₁ для Б-формы и BC₅ для А-формы выполнили развернутый анализ состава 10 жирных кислот (таблица 44). По всем жирным кислотам наблюдали слабую изменчивость. Уровень стеариновой кислоты составлял от 13,06 до 13,90 %. Также благодаря отбору отдельных корзинок в каждом поколении удалось снизить содержание линолевой жирной кислоты до 2 %.

Таблица 42 – Жирнокислотный состав семян линии ВК101-вс, 2021–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
Б-форма											
2021	I ₅	5,44	0,04	13,90	73,03	3,66	0,04	1,12	0,09	2,19	0,51
2022	I ₇	4,95	0,05	13,44	75,37	2,29	0,07	1,10	0,13	2,11	0,48
2023	I ₈	5,79	0,10	13,79	73,82	2,03	0,08	1,24	0,11	2,48	0,56
2024	I ₉	5,51	0,08	13,21	75,51	1,50	0,06	1,26	0,12	2,22	0,54
2025	I ₁₀	5,59	0,07	13,06	75,05	2,01	0,07	1,16	0,16	2,36	0,47
А-форма											
2023	BC ₅	6,44	0,10	13,96	72,48	2,35	0,10	1,36	0,13	2,56	0,54
2024	BC ₆	5,44	0,06	14,39	74,31	1,55	0,07	1,23	0,11	2,43	0,42
2025	BC ₇	5,53	0,07	12,42	74,68	2,79	0,09	1,18	0,18	2,34	0,72

Особенностями данной линии являются компактный габитус, вогнутая листовая пластинка с крупной зубчатостью и узкояйцевидные волнистые язычковые цветки. В технической спелости корзинка выпуклая (приложение Д), семена черные удлинённой формы.

В 2023 г. линия была передана на государственное сортоиспытание как материнская форма гибрида Стеарин. В 2025 г. линия ВК101-вс зарегистрирована в государственном реестре охраняемых селекционных достижений (приложение И).

Создание линии ЛГ57-вс

Получение новой селекционной линии на основе исходной ВК732 было также начато в зимний период 2018–2019 гг. Исходную линию после ручной кастрации опыляли пыльцой источника признака высокостеариновости. В летний период 2019 г. в полевых условиях и зимний период 2019–2020 гг. в ФТК выполнили два возвратных скрещивания на линию ВК732. С 2020 г. проводили самоопыление растений с постоянным отбором по составу жирных кислот и комплексу селекционных и морфологических признаков (рисунок 35).

	♀ ВК732	×	♂ Источник	
2018–2019 гг.	ФТК	F ₁		
		↓		
2019 г.	Поле	BC ₁		
		↓		
2019–2020 гг.	ФТК	BC ₂		
		↓		
2020 г.	Поле	I ₁ BC ₂		
		↓		
2020–2021 гг.	ФТК	I ₂ BC ₂	→	BC ₁ ЦМС
		↓		
2021 г.	Поле	I ₃ BC ₂	→	BC ₂ ЦМС
		↓		
2022 г.	Поле	I ₄ BC ₂	→	BC ₃ ЦМС
		↓		
2023 г.	Поле	I ₅ BC ₂	→	BC ₄ ЦМС
		↓		
2024 г.	Поле	I ₆ BC ₂	→	BC ₅ ЦМС
		↓		
2025 г.	Поле	I ₇ BC ₂	→	BC ₆ ЦМС
		ЛГ57-вс Б		ЛГ57-вс А

Рисунок 35 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой материнской линии ЛГ57-вс в Б и А формах

Начиная с 2022 г., выполняли развернутый анализ состава жирных кислот линии ЛГ57-вс. Во все годы выращивания наблюдали небольшие изменения уровня основных жирных кислот (таблица 43). Содержание

стеариновой кислоты в среднем было 13–15 %, а олеиновой кислоты – 73–77 %.

Линия ЛГ57-вс имеет компактный габитус. К отличительным особенностям линии относятся редкие язычковые цветки. Листья имеют асимметричную сердцевидную форму с пузырчатостью средней степени. В стадии технической спелости корзинка полувернута вниз с прямым стеблем (приложение Д).

Таблица 43 – Жирнокислотный состав семян масла линии ЛГ57-вс, 2022–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
Б-форма											
2022	I ₄	3,93	0,03	13,69	76,97	1,68	0,05	1,05	0,09	2,18	0,33
2023	I ₅	4,46	0,03	14,29	75,61	1,59	0,08	1,18	0,13	2,34	0,29
2024	I ₆	4,51	0,03	15,14	74,40	1,67	0,06	1,25	0,17	2,39	0,38
2025	I ₇	5,01	0,04	15,05	73,41	1,79	0,07	1,32	0,18	2,67	0,46
А-форма											
2023	BC ₄	4,31	0,04	12,43	75,13	4,42	0,08	1,06	0,15	2,12	0,25
2024	BC ₅	4,08	0,03	14,79	75,40	1,56	0,07	1,18	0,17	2,39	0,33
2025	BC ₆	4,98	0,04	15,00	73,64	1,73	0,10	1,34	0,17	2,54	0,47

Создание линии ЛГ56-вс

В условиях ФТК в зимний сезон 2018–2019 гг. с использованием ручной кастрации выполняли скрещивание линии ВК934 и источника признака высокостеариновости. Затем выполняли одно возвратное скрещивание с рекуррентной линией, в последующем проводили самоопыление отдельных отобранных растений с оценкой по жирнокислотному профилю масла семян в каждом поколении. В 2020–2021 гг. в ФТК начали создание стерильного ЦМС-аналога (А-формы) фертильной линии ЛГ56-вс Б (рисунок 36).

Для линии ЛГ56-вс и ее стерильной А-формы характерно стабильно низкое содержание линолевой кислоты – не более 1,5 %. Уровень стеариновой кислоты составил 12–13 %, а олеиновой – 77–79 % (таблица 44).

	♀ ВК934	×	♂ Источник
2018–2019 гг.	ФТК	F ₁	
		↓	
2019 г.	Поле	BC ₁	
		↓	
2019–2020 гг.	ФТК	I ₁ BC ₁	
		↓	
2020 г.	Поле	I ₂ BC ₁	
		↓	
2020–2021 гг.	ФТК	I ₃ BC ₁	→ BC ₁ ЦМС
		↓	
2021 г.	Поле	I ₄ BC ₁	→ BC ₂ ЦМС
		↓	
2021–2022 гг.	ФТК	I ₅ BC ₁	→ BC ₃ ЦМС
		↓	
2022 г.	Поле	I ₆ BC ₁	→ BC ₄ ЦМС
		↓	
2023 г.	Поле	I ₇ BC ₁	→ BC ₅ ЦМС
		↓	
2024 г.	Поле	I ₈ BC ₁	→ BC ₆ ЦМС
		↓	
2025 г.	Поле	I ₉ BC ₁	→ BC ₇ ЦМС
		ЛГ56-вс Б	ЛГ56-вс А

Рисунок 36 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой материнской линии ЛГ56-вс в Б и А формах

Таблица 44 – Жирнокислотный состав масла семян линии ЛГ56-вс, 2022–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
Б-форма											
2022	I ₆	4,20	0,01	12,62	78,92	0,93	0,04	0,91	0,09	1,89	0,39
2023	I ₇	5,36	0,06	13,02	76,65	1,30	0,05	1,09	0,12	1,98	0,36
2024	I ₈	5,00	0,05	12,17	78,67	0,90	0,05	1,00	0,12	1,83	0,22
2025	I ₉	5,28	0,05	12,47	77,14	1,44	0,05	1,07	0,14	1,94	0,43
А-форма											
2023	BC ₅	5,13	0,05	12,73	77,73	1,03	0,05	1,10	0,14	1,92	0,12
2024	BC ₆	4,81	0,05	11,72	79,24	1,01	0,05	1,01	0,15	1,75	0,21
2025	BC ₇	0,06	12,36	77,81	1,30	0,07	1,10	0,16	1,74	0,39	0,06

Линия ЛГ56-вс обладает рядом морфологических особенностей, полное описание которых представлено в приложении А. Для линии ЛГ56-вс характерна слабо деформированная корзинка, однако данный признак не проявляется в поколении F_1 . Листья данной линии отличаются темно-зеленой окраской, слабой зубчатостью, средней степенью пузырчатости и округлой формой кончика листа (приложение Д).

Создание линии ВК101-вс-зу

В 2021 г. была начата работа по объединению в генотипе одной линии признаков высокостеариновости, высокоолеиновости и устойчивости к заразице вирулентной расы G. Для этого линию ВК101-вс скрестили с линией ВК101-зу. Далее самоопыляли отдельные растения с отбором по наличию маркера гена устойчивости к заразице *Or7* и составу жирных кислот в каждом поколении (рисунок 37). С 2024 г. А-форму линии ВК101-вс опыляли пылью линии ВК101-вс-зу для получения стерильного аналога данной линии.

♀ ВК101-вс		×	♂ ВК101-зу	
2021 г.	Поле		F_1	
			↓	
2021–2022 гг.	ФТК		$I_1 F_1$	
			↓	
2022 г.	Поле		$I_2 F_1$	
			↓	
2023 г.	Поле		$I_3 F_1$	
			↓	
2024 г.	Поле		$I_4 F_1$	→ ВС ₁ ЦМС
			↓	
2024–2025 гг.	ГП		$I_5 F_1$	→ ВС ₂ ЦМС
			↓	
2025 г.	Поле		$I_5 F_1$	→ ВС ₃ ЦМС
			↓	
2025–2026 гг.	ГП		$I_6 F_1$	→ ВС ₄ ЦМС
			ВК101-вс-зу Б	ВК101-вс-зу А

Рисунок 37 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой материнской линии ВК101-вс-зу в Б и А-формах

В семенах поколения I_3 – I_5 провели развернутый анализ состава жирных кислот (таблица 45). С поколения I_3 данная линия показывала высокое содержание стеариновой кислоты (от 11,7 до 13,3 %) и олеиновой кислоты (от 73,1 до 76,8 %) в разные годы, а уровень линолевой кислоты был стабильно низким и не превышал 2 %.

Таблица 45 – Жирнокислотный состав масла семян линии ВК101-вс-зу Б, 2023–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
2023	I_3	7,39	0,11	12,71	73,13	1,63	0,08	1,19	0,16	3,03	0,58
2024	I_4	6,12	0,05	13,26	74,45	1,06	0,03	1,20	0,10	3,15	0,58
2025	I_5	6,87	0,11	11,70	74,75	1,99	0,05	1,14	0,17	2,56	0,64

Морфологически линия ВК101-вс-зу близка к линии ВК101-вс, отличительными признаками являются наклон корзинки (повернутая вниз) и плоская поверхность корзинки в технической спелости (приложении Д).

Создание линии ЛГ56-вс-зу

По сходной схеме выполняли введение гена *Or₇* устойчивости к заразице от линии ВК101-зу в генотип линии ЛГ56-вс (рисунок 38). В каждом поколении самоопыляли отдельные растения с отбором по наличию маркера гена устойчивости к заразице *Or₇* и составу жирных кислот. Методом беккроссов создан стерильный ЦМС-аналог линии ЛГ56-вс-зу.

Анализ состава жирных кислот показал эффективность отбора на ранних этапах селекционной работы. Так, если в поколении I_2 в среднем среди всех растений содержалось около 10,4 % стеариновой кислоты и до 4 % линолевой кислоты, то в поколении I_5 уровень C18:0 увеличился до 13,9 %, а содержание C18:2 снизилось до 1,7 % (таблица 46).

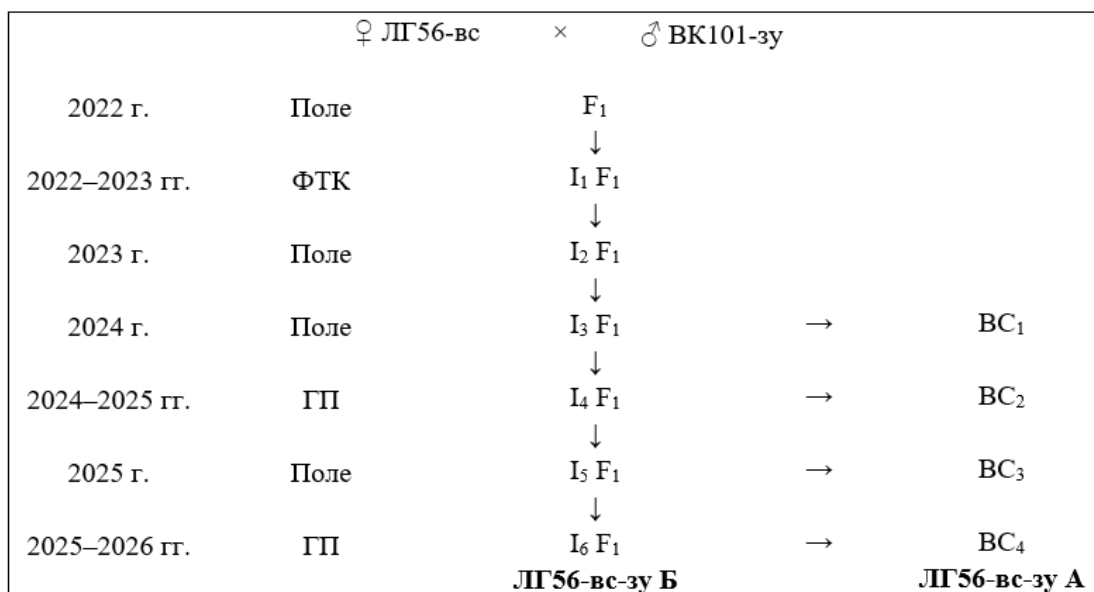


Рисунок 38 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой материнской линии ЛГ56-вс-зу в Б и А-формах

Таблица 46 – Жирнокислотный состав масла семян линии ЛГ56-вс-зу Б, 2023–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
2023	I ₂	5,29	0,08	10,39	76,93	3,97	0,05	0,90	0,14	1,93	0,33
2024	I ₃	5,71	0,05	11,34	72,73	6,48	0,11	1,10	0,08	1,77	0,64
2025	I ₅	5,68	0,05	13,85	74,81	1,70	0,05	1,17	0,16	2,17	0,38

Линия ЛГ56-вс-зу имеет ряд морфологических отличий от прототипа ВК934-вс. Данная линия имеет зеленую окраску листьев, форма их поперечного сечения выпуклая, пузырчатость слабая. Язычковые цветки более короткие, округлой формы. Форма семенной стороны корзинки сильновыпуклая без деформации (приложении Д).

Создание линии ВК1-вс-клп

В связи с высокой востребованностью гибридов, подходящих для гербицидных технологий, высокостеариновую линию ВК101-вс скрестили с высокоолеиновой линией ВК1-клп, устойчивой к имидазолиновым гербицидам (рисунок 39). В поколении I₁F₁ провели скрининг 80 растений по

устойчивости к гербицидам, на седьмой день после цветения на делянке оставили только растения с нулевым баллом фитотоксичности. В результате комплексной оценки растений по морфологическим признакам, гербицидоустойчивости и автофертильности выявили восемь растений, которые оценили по содержанию жирных кислот. Только три растения обладали повышенным содержанием стеариновой кислоты от 9 до 16 %, но в семенах одного из них содержание линолевой кислоты было > 30 %, поэтому оно выбыло из работы. Отобранные растения высели в поле в 2023 г. и оценили на устойчивость к гербицидам, все растения на делянках показали полную устойчивость к действию гербицидов, таким образом признак гербицидоустойчивости в данных образцах был гомозиготным.

		♀ ВК101-вс	×	♂ ВК1-клп		
2021 г.	Поле			F ₁		
				↓		
2021–2022 гг.	ФТК			I ₁ F ₁		
				↓		
2022 г.	Поле			I ₂ F ₁		
				↓		
2023 г.	Поле			I ₃ F ₁		
				↓		
2024 г.	Поле			I ₄ F ₁	→	BC ₁ ЦМС
				↓		
2024–2025 гг.	ГП			I ₅ F ₁	→	BC ₂ ЦМС
				↓		
2025 г.	Поле			I ₆ F ₁	→	BC ₃ ЦМС
				↓		
2025–2026 гг.	ГП			I ₇ F ₁	→	BC ₄ ЦМС
		ВК1-вс-клп Б				ВК1-вс-клп А

Рисунок 39 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой материнской линии ВК1-вс-клп в А и Б формах

Лучшие восемь растений поколения I₄ показали высокое содержание стеариновой кислоты (от 11 до 16 %), однако уровень линолевой жирной кислоты в четырех из них был выше 10 %, поэтому они не прошли отбор.

Растение с искомым жирнокислотным составом (C18:0 – 13,0 %, C18:1 – 74,9 % и C18:2 – 2,1 %) отобрали для дальнейшей работы. В условиях камеры гидропоники данная линия показывала закономерное модификационное повышение содержания стеариновой и линолевой жирных кислот, однако в следующем поколении уровень стеариновой, олеиновой и линолевой кислот стабилизировался в полевых условиях выращивания. Таким образом, линия ВК1-вс-клп имеет высокое содержание стеариновой кислоты (13–15 %), среднее содержание олеиновой кислоты (около 74 %) и низкое содержание линолевой кислоты (около 2 %) (таблица 47).

Таблица 47 – Жирнокислотный состав масла семян линии ВК1-вс-клп Б, поле 2024–2025 гг. и камера гидропоники (ГП6)

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
2024	I ₄	5,90	0,08	13,04	74,91	2,12	0,09	1,24	0,15	2,03	0,44
ГП6	I ₅	4,43	0,02	21,33	61,96	8,41	0,12	1,29	0,08	2,08	0,28
2025	I ₆	4,83	0,04	14,82	74,28	2,26	0,07	1,24	0,16	1,95	0,35

Линия ВК1-вс-клп отличается от других материнских линий крупными листьями с длинным, почти ланцетовидным кончиком. Соцветие в период цветения крупное, язычковые цветки в начале цветения расположены перпендикулярно цветоложу, создавая «эффект полузакрытого цветка». В стадии технической спелости корзинка полувернута вниз на прямом стебле, семенная сторона имеет слабо выпуклую форму (приложение Д).

Таким образом, в период с 2010 по 2025 гг. в России впервые были созданы шесть материнских линий-закрепителей стерильности пыльцы, обладающих высоким уровнем стеариновой и средним уровнем олеиновой жирных кислот в масле семян. Две линии ЛГ56-вс-зу и ВК101-вс-зу также несут ген *Or7* устойчивости к заразице расы G_{RU}, а линия ВК1-вс-клп обладает генетической устойчивостью к имидазолиноновым гербицидам.

5.1.1 Характеристика селекционно ценных признаков высокостеариновых среднеолеиновых материнских линий подсолнечника

Линии ВК101-вс, ЛГ56-вс и ЛГ57-вс оценили по комплексу селекционных признаков в 2024–2025 гг. (таблица 48). Линии ВК101-вс и ЛГ57-вс по продолжительности периода от всходов до цветения являются наиболее ранними (60–61 день). Линии ВК101-вс и ЛГ56-вс имели среднюю высоту растений (115,5 и 126,5 см). Линия ЛГ57-вс отличалась низкорослостью, высота растений в разные годы не превышала 92 см. Диаметр корзинки всех линий был от 16 до 19 см.

Таблица 48 – Характеристика высокостеариновых материнских линии по комплексу селекционно ценных признаков (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар, х. Октябрьский, 2024–2025 гг.)

Линия	Год	Период всходы- цветение, дни	Высота растений, см	Диаметр корзинки, см	Масса 1000 семянков, г	Маслич- ность, %	Лузжис- тость, %
ВК101-вс	2024	60	117	16	40,9	41,2	23,2
	2025	61	114	16	48,3	35,1	30,6
	Среднее	61	116	16	44,6	38,2	26,9
ЛГ57-вс	2024	60	92	18	36,5	45,3	22,6
	2025	59	92	15	42,6	42,0	27,1
	Среднее	60	92	17	39,6	43,7	24,9
ЛГ56-вс	2024	62	118	18	61,6	33,0	30,0
	2025	64	135	19	50,6	32,3	33,0
	Среднее	63	127	19	56,1	32,7	31,5
ВК101-зу (st)	2024	58	121	13	51,1	44,1	25,8
	2025	59	131	13	56,4	35,9	26,7
	Среднее	59	126	13	53,8	40,0	26,3

НСР₀₅

7

2

Наиболее высокими значениями по масличности отличалась линия ЛГ57-вс со средним значением 43,7 %, линия ВК101-вс в среднем имела масличность семян около 38,2 %, а линия ЛГ56-вс была самой низкомасличной

среди исследуемых. Линия ЛГ56-вс обладала крупными семянками по сравнению с другими материнскими линиями (масса 1000 штук в среднем за 2 года – 56 г), а линия ЛГ57-вс имела мелкие семена с массой 36,5 и 42,6 г в 2024 и 2025 гг. Лузжистость линий ВК101-вс и ЛГ57-вс составила в среднем 26,9 и 24,9 % соответственно, а линии ЛГ56-вс – 31,5 %.

5.2 Создание высокостеариновых среднеолеиновых отцовских линий подсолнечника

Линия ВК305 является отцовской формой гибрида Тайзар. Данная линия относится к среднеранней группе спелости, имеет высокую масличность и генетическую устойчивость к семи расам заразихи. Линии ВК508, ВК941 и ЭОЛ-13 отличаются высоким содержанием олеиновой кислоты (>88 %), а последняя из них несет ген устойчивости к гербицидам группы имидазолинонов.

Все линии были описаны по методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений. Полное описание морфологических признаков по форме ООС новых высокостеариновых отцовских селекционных линий отражено в приложении Б. Также для всех новых отцовских высокостеариновых линий в приложении Д представлены фотографии растения в стадии цветения и технической спелости, а также фотографии соцветия, листа и корзинки.

Создание линии ВК305-вс

Линия ВК305-вс получена введением генов высокого содержания стеариновой кислоты и высокоолеиновости масла от высокостеаринового источника путем скрещивания и одного беккрасса на исходную линию ВК305, последующего многократного самоопыления с отбором гомозиготных генотипов по содержанию стеариновой и олеиновой жирных кислот, а также

заразихоустойчивости и комплексу селекционно ценных признаков (рисунок 40).

Для линии ВК305-вс установлено высокое содержание стеариновой кислоты (13,4–15,4 % в разные годы) и среднее содержание олеиновой кислоты (70,1–75,5 %), уровень линолевой кислоты не превышал 5,9 % (таблица 49).

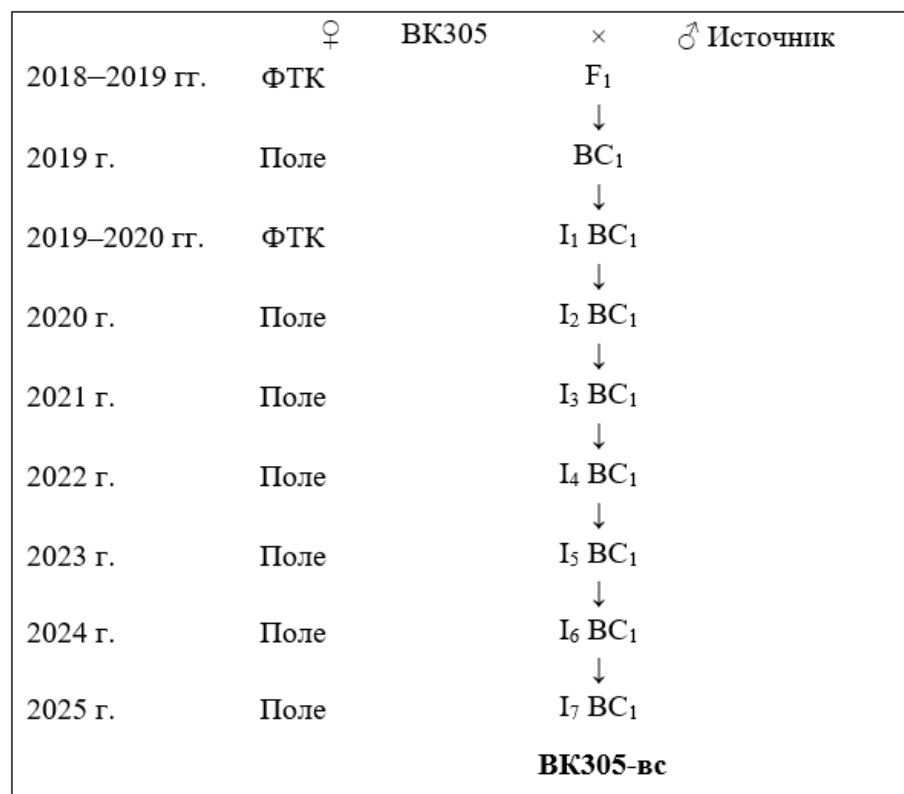


Рисунок 40 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой отцовской линии ВК305-вс

Таблица 49 – Жирнокислотный состав масла семян линии ВК305-вс, 2022–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
2022	I ₄	5,21	0,03	15,37	70,12	5,90	0,06	1,01	0,07	1,82	0,40
2023	I ₅	4,86	0,05	13,41	75,47	2,16	0,08	1,09	0,10	2,37	0,42
2024	I ₆	5,03	0,03	13,92	73,72	3,39	0,07	1,13	0,16	2,07	0,48
2025	I ₇	5,03	0,04	14,23	73,11	3,82	0,07	1,08	0,11	2,09	0,43

Селекционно важными особенностями линии являются генетическая устойчивость к расам заразах А – G благодаря наличию гена *Or₇* в гомозиготном состоянии и устойчивость к возбудителю ложной мучнистой росы (расы: 330, 710, 730, 334, 734).

Растения линии ВК305-вс имеют сплошное рецессивное ветвление. Листья зеленые, со слабой пузырчатостью и мелкой зубчатостью. Язычковые цветки редкие и веретенообразные, трубчатые цветки оранжевого цвета, фертильные. Корзинка в стадии технической спелости сильновыпуклая (приложении Д). Семена удлинённые, черного цвета. В 2025 г. на линию ВК305-вс был получен патент (приложение И).

Создание линии ЛГ58-вс

Линия ЛГ58-вс (*Rf*) получена в результате скрещивания селекционной высокоолеиновой линии ВК508 с источником признака высокостеариновости и одного беккрасса на исходную линию (рисунок 41). Данная работа начата в 2019 г., а к 2025 г. данная линия ВК508-вс стабилизирована по признакам жирнокислотного состава и морфологическим признакам.

В поколениях I_3 – I_5 выполняли развернутый анализ состава жирных кислот (таблица 50). Линия ЛГ58-вс показывает высокое содержание стеариновой кислоты (12–14 %) и среднее содержание олеиновой кислоты (73,7–74,6 %).

Для данной линии характерно преимущественно верхушечное ветвление с длинными боковыми ветвями (приложение Д). Соцветие данной линии имеет сжатую форму, а корзинка в стадии технической спелости – деформированную форму семенной стороны. Однако в гибридах F_1 данный морфологический признак имеет низкий процент фенотипического проявления.

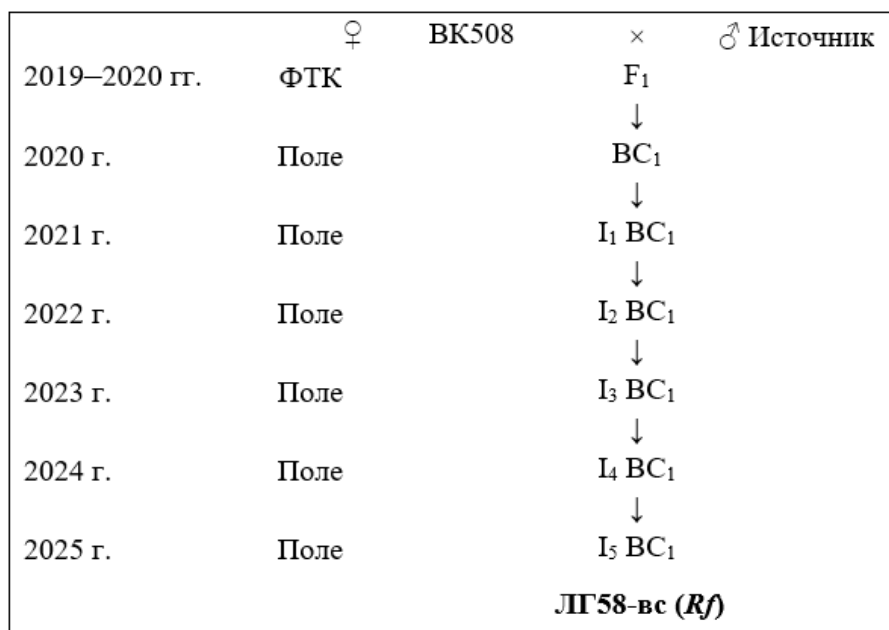


Рисунок 41 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой отцовской линии ЛГ58-вс (Rf)

Таблица 50 – Жирнокислотный состав масла семян ЛГ58-вс, 2023–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
2023	I ₃	5,03	0,03	13,92	73,72	3,39	0,07	1,13	0,16	2,07	0,48
2024	I ₄	4,08	0,04	12,03	74,60	4,27	0,03	0,95	0,12	3,56	0,32
2025	I ₅	4,56	0,04	13,05	74,01	3,94	0,05	1,03	0,13	2,82	0,39

Создание линии ЛГ59-вс

Создание высокостеариновой линии на основе линии ВК941 начато в 2019 г. Выполняли скрещивание с источником признака высокостеариновости, затем одно возвратное скрещивание на исходную линию (рисунок 42). В последующих поколениях проводили самоопыление индивидуальных корзинок.

Все растения каждой генерации оценивали по составу жирных кислот. В лучшей семье с поколения I₃ определяли развернутый анализ жирнокислотного профиля. Линия ЛГ59-вс отличалась повышенным в пределах среднеолеинового класса содержанием C18:1 среди отцовских высокостеариновых линий (таблица 51). Содержание C18:0 составляло в среднем 10,7–12,3 %, что говорит о пониженном в пределах высокостеаринового класса уровне этой кислоты.

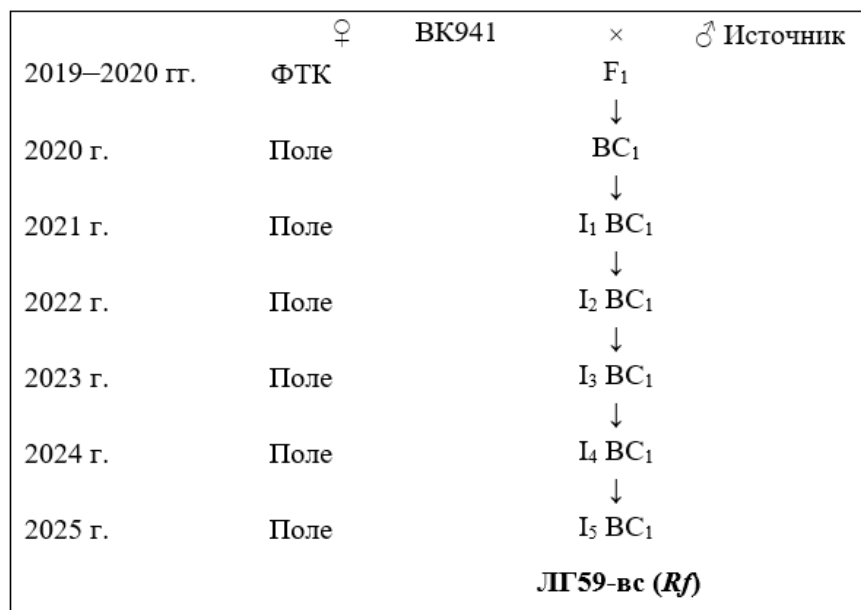


Рисунок 42 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой отцовской линии ЛГ59-вс

Таблица 51 – Жирнокислотный состав масла семян ЛГ59-вс, 2023–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
2023	I ₃	4,81	0,08	12,21	76,53	2,04	0,15	1,12	0,18	2,40	0,48
2024	I ₄	4,45	0,06	10,73	79,22	1,64	0,07	1,02	0,21	2,13	0,47
2025	I ₅	4,63	0,07	11,47	77,88	1,84	0,11	1,07	0,20	2,27	0,48

Растения линии ЛГ59-вс имеют листья среднего размера с округлой формой кончика. Боковые ветви расположены по всему стеблю растения. Соцветие в стадии цветения имеет узкояйцевидные желтые язычковые цветки и оранжевые трубчатые цветки. Корзинка в стадии технической спелости маленькая, с деформированной формой семенной стороны (приложение Д), данный признак не проявляется в гибридах с данной отцовской линией.

Создание линии ВК32-13-вс-ими

Линия ВК32-13-вс-ими получена в результате скрещивания линии-донора ЛГ32 и высокоолеиновой гербицидоустойчивой линии ЭОЛ-13 (рисунок 43). Растения поколения I₁F₁ оценивали на наличие устойчивости к имидазолиновым гербицидам. После оценки через 10 дней на делянке

оставляли только растения с нулевым баллом фитотоксичности. Потомства данных растений оценивали по содержанию жирных кислот, а также проверяли на наличие гербицидоустойчивости в каждом поколении. Из 10 исследуемых растений только два показали высокое содержание стеариновой кислоты 10 и 15 %, а также среднее содержание олеиновой кислоты около 69 %.

	♀ ЛГ32	× ♂ ЭОЛ-13
2021 г.	Поле	F ₁
		↓
2021–2022 гг.	ФТК	I ₁ F ₁
		↓
2022 г.	Поле	I ₂ F ₁
		↓
2023 г.	Поле	I ₃ F ₁
		↓
2024 г.	Поле	I ₄ F ₁
		↓
2025 г.	Поле	I ₅ F ₁
ВК32-13-вс-ими		

Рисунок 43 – Схема получения высокостеариновой среднеолеиновой низколинолевой отцовской линии ВК32-12-вс-ими

Уже в поколении I₄ были выделены растения со стабильным жирнокислотным профилем (таблица 52). Содержание стеариновой кислоты составляло около 13,8–15,5 % в разные годы, а уровень олеиновой кислоты – 68,0–73,5%, содержание линолевой кислоты не превышало 6,2 %.

К отличительным морфологическим признакам линии ВК32-13-вс-ими относятся мелкие сильно вогнутые листья с пузырчатостью средней степени и округлым кончиком листовой пластины (приложение Д). Язычковые цветки рыхлые, расположены неравномерно по периметру цветоложа. В стадии технической спелости семенная сторона корзинки сильно выпуклая.

Таблица 52 – Жирнокислотный состав масла семян лучшей семьи ВК32-13-вс-ими, 2024–2025 гг.

Год	Поколение	Содержание жирной кислоты, %									
		C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
2024	I ₄	6,03	0,06	15,49	68,02	6,18	0,07	1,33	0,16	2,21	0,45
2025	I ₅	5,38	0,06	13,80	73,54	3,29	0,07	1,14	0,16	2,15	0,43

Всего в период 2018–2025 гг. созданы четыре уникальные высокостеариновые среднеолеиновые линии восстановителя фертильности пыльцы подсолнечника, из которых линия ВК305-вс устойчива к заразице расы GRU, а линия ВК32-13-вс-ими обладает генетической устойчивостью к имидазолиноновым гербицидам.

5.2.1 Характеристика селекционно ценных признаков высокостеариновых среднеолеиновых отцовских линий подсолнечника

Созданные высокостеариновые отцовские линии отличались не только морфологически, но и по основным селекционно ценным признакам. Линии ВК305-вс и ЛГ58-вс в среднем имеют период всходы-цветение – 62 дня, линия ЛГ59-вс – 63 дня, а линия ВК32-13-вс-ими зацветает в среднем за 58 дней и относится к среднеранней группе спелости (таблица 55). Высота всех линий в 2025 г. была больше благодаря хорошей влагообеспеченности растений в период активной вегетации в сравнении с 2024 г. Все отцовские линии характеризуются средней высотой от 128 до 145 см в среднем за 2 года. Диаметр корзинки отцовских линий составил 10–11 см.

Масличность линий в 2025 г. была низкой (34,8–38,9 %). Данный год в период налива семян был сухим, поэтому уровень масличности всех линий существенно снизился (таблица 53). Лузжистость отцовских линий была на уровне от 20,9 до 25,6 % у линий ВК32-13-вс-ими и ЛГ59-вс соответственно. По массе 1000 семян все линии относились к мелкосемянным.

Таблица 53 – Характеристика отцовских линии по комплексу селекционно ценных признаков (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, г. Краснодар, х. Октябрьский)

Линия	Год	Период всходы- цветение, дни	Высота растений, см	Диаметр корзинки, см	Масса 1000 семянков, г	Масличность семянков, %	Лужистость семянков, %
ВК305-вс	2024	63	123	11	28,8	51,3	21,0
	2025	60	166	11	22,2	34,8	22,3
	Среднее	62	145	11	25,5	43,1	21,7
ЛГ58-вс	2024	62	130	9	38,4	45,6	22,1
	2025	61	146	11	33,6	38,9	24,1
	Среднее	62	138	10	36,0	42,3	23,1
ЛГ59-вс	2024	63	111	9	30,3	49,2	24,6
	2025	63	144	14	21,9	38,4	26,6
	Среднее	63	128	11	26,1	43,8	25,6
ВК32-13-вс- ими	2024	57	119	10	32,6	48,9	20,4
	2025	58	137	10	24,7	38,2	21,4
	Среднее	58	128	10	28,7	43,6	20,9
ВК305 (st)	Среднее за 2024- 2025 гг.	60	138	10	31,2	51,6	21,2

НСР05

6

2

Таким образом, среди созданных отцовских линий в раннеспелую группу вошла линия ВК32-13, обладающая достаточно высоким уровнем масличности в благоприятных условиях (до 48 %), а в среднеспелую группу вошли три линии, из которых линии ВК305-вс и ЛГ59-вс показали высокий потенциал масличности – 51,3 и 49,2 % соответственно.

5.3 Создание и испытание высокостеариновых среднеолеиновых гибридов подсолнечника

В 2022–2023 гг. на 2-м отделении ВНИИМК были проведены испытания первого высокостеаринового гибрида ВК101-вс × ВК305-вс, который получил название Стеарин. В качестве стандартов были выбраны созданный ранее гибрид Тайзар, который является линолевым аналогом изучаемого гибрида и не несет наследственных изменений жирнокислотного состава (приложение И), а также

гибрид Окси, обладающий мутацией высокоолеиновости и повышенной оксистабильностью масла.

В оба года исследований гибрид Стеарин по биологической урожайности был на одном уровне с гибридом Тайзар (3,8 т/га), и достоверно превосходил гибрид Окси на 1,1 т/га в среднем за два года (таблица 54). Масличность гибрида Стеарин была немного ниже, чем у гибрида Тайзар, однако в среднем за два года была на высоком уровне – 49 %. Данный гибрид закономерно показал высокий уровень сбора масла – 1,7 т/га, что равно значению, которое было установлено для гибрида-стандарта Тайзар. По вегетационному периоду гибриды Тайзар и Стеарин были сходными и относились к категории среднеранних. На основании данных о приемлемом уровне урожайности и масличности гибрид Стеарин был передан в 2023 г. на государственное сортоиспытание. В 2025 г. данный гибрид был внесен в реестр охраняемых селекционных достижений и допущен к использованию (приложение И).

В 2024 и 2025 гг. на 2-м отделении ВНИИМК также проводили предварительное испытание экспериментальных гибридов с участием новых высокостеариновых материнских и отцовских линий. Гибридные семена получали с использованием ЦМС-аналогов материнских линий.

В качестве стандартов использовали зарегистрированные в реестре селекционных достижений гибриды селекции ВНИИМК – Тайзар (заразихоустойчивый, высокопродуктивный, высокомасличный, линолевого типа) и Окси (высокоолеиновый, среднепродуктивный), а также новый гибрид Стеарин (первый высокостеариновый среднеолеиновый низколинолевый, высокопродуктивный).

В результате испытаний в 2024 г. все гибриды между новыми селекционными высокостеариновыми линиями имели приемлемый уровень биологической урожайности более 3 т/га (таблица 55). Достоверно превысил гибрид-стандарт Стеарин только один гибрид ВК101-вс А × ЛГ59-вс (Rf) (4,41 т/га). Остальные гибриды показывали сходные данные по продуктивности с

Таблица 54 – Результаты сортоиспытания высокостеаринового гибрида Стеарин на 2-ом отделении ВНИИМК, х. Октябрьский, г. Краснодар в 2022–2023 гг.

Гибрид	Период всходы – физиологическая спелость, дни			Биологическая урожайность (БУ), т/га			Сбор масла, т/га			Масличность, %			Высота растений, см		
	2022	2023	$\bar{x}$ за 2 года	2022	2023	$\bar{x}$ за 2 года	2022	2023	$\bar{x}$ за 2 года	2022	2023	$\bar{x}$ за 2 года	2022	2023	$\bar{x}$ за 2 года
Стеарин	108	106	107	3,5	4,0	3,8	1,6	1,7	1,7	51	46	49	148	164	156
Тайзар (st)	109	107	108	3,7	3,8	3,8	1,7	1,7	1,7	52	51	52	144	172	158
Окси (st)	113	109	111	2,8	2,6	2,7	1,1	1,0	1,1	45	42	44	195	201	198
HCP ₀₅				0,3	0,2								10	12	

Таблица 55 – Результаты сортоиспытания экспериментальных высокостеариновых гибридов на 2-ом отделении ВНИИМК, х. Октябрьский, г. Краснодар в 2024–2025 гг.

Генотип	Период всходы – физиологическая спелость, дни			Биологическая урожайность (БУ), т/га			Сбор масла, т/га			Масличность, %			Масса 1000 семян, г			Лузжистость, %			Высота растения, см			Диаметр корзинки, см		
	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года
Тайзар (st)	94	100	97	3,21	4,19*	3,70	1,46	1,88	1,67	50,5	49,9	50,2	54	58	56	19	23	21	160	184	172	19	22	20
Окси (st)	102	99	101	2,66	2,78	2,72	1,16	1,09	1,12	48,4	43,4	45,9	63	80	71	24	25	24	169	219	194	17	19	18
Стеарин (st)	102	98	100	3,09	3,45	3,27	1,30	1,38	1,34	46,6	44,5	45,6	48	60	54	22	23	23	154	177	165	19	23	21
ВК101-вс А × ЛГ58-вс	102	100	101	3,21	4,41*	3,81	1,35	1,62	1,50	46,5	40,9	43,7	46	53	50	24	26	25	147	201	174	18	21	20
ВК101-вс А × ЛГ59-вс	101	102	102	4,41*	3,85	4,13*	1,73	1,48	1,60	43,5	42,8	43,2	45	52	49	24	25	24	151	197	174	22	22	22
ВК101-вс А × ВК32-13	-	98	98	-	3,66	3,66	-	1,31	1,31	-	40,5	40,5	-	52	52	-	25	25	-	191	191	-	21	21
ЛГ56-вс А × ВК305-вс	96	102	99	3,79	4,51*	4,15*	1,58	1,79	1,69	46,3	44,1	45,2	52	60	56	24	24	24	153	214	184	20	22	21
ЛГ56-вс А × ЛГ58-вс	102	101	102	3,23	4,15	3,69	1,31	1,64	1,48	45,2	43,9	44,6	46	61	54	28	26	27	133	202	167	18	22	20
ЛГ57-вс А × ВК305-вс	97	103	100	3,49	4,39*	3,94	1,51	1,76	1,64	48,0	44,6	46,3	51	51	51	23	26	24	123	192	157	19	24	21
ЛГ57-вс А × ЛГ58-вс	-	102	102	-	3,77	3,77	-	1,51	1,51	-	44,6	44,6	-	46	46	-	26	26	-	167	167	-	22	22
ЛГ57-вс А × ЛГ59-вс	97	102	100	3,42	3,76	3,59	1,43	1,51	1,47	46,4	44,6	45,5	42	51	47	22	22	22	121	184	153	16	22	19
HCP ₀₅				0,81	0,75											7	7		7	7		2	2	

гибридами-стандартами Стеарин и Тайзар. В 2025 г. достоверно превзошли гибрид Стеарин три комбинации: ВК101-вс А × ЛГ58-вс, ЛГ56-вс А × ВК305-вс и ЛГ57-вс А × ВК305-вс.

Другие экспериментальные гибриды показали биологическую урожайность на уровне гибрида-стандарта Стеарин и достоверно превысили второй гибрид-стандарт Окси. Следовательно, два экспериментальных гибрида ВК101-вс А × ЛГ59-вс и ЛГ56-вс А × ВК305-вс показали высокий уровень продуктивности и превысили гибрид Стеарин на 0,86–0,88 т/га.

По содержанию масла в семенах высокостеариновых гибридов наблюдается средний уровень масличности, при этом в 2025 г. в семенах всех испытываемых гибридов данный показатель снизился на 1–12 %, что связано с сильным дефицитом влаги в период созревания семян. Наиболее высоким значением масличности обладал гибрид Тайзар (в среднем за 2 года – 50 %). Гибриды-стандарты Окси и Стеарин имели масличность около 45–46 %.

Экспериментальные высокостеариновые гибриды также содержали в среднем за два года от 41 до 46 % масличности. Наиболее высоким и стабильным в разные годы выращивания был показатель масличности у комбинаций ЛГ56-вс А × ВК305-вс, ЛГ57-вс А × ВК305-вс и ЛГ57-вс А × ЛГ59-вс. Также важно отметить, что для всех гибридов с участием материнской линии ЛГ57-вс наблюдается наиболее высокая масличность (в среднем более 46 %). Среди отцовских линий выделяется ВК305-вс, у гибридов с которой установлена более высокая доля масла в семенах в сравнении с другими испытываемыми отцовскими формами (в среднем более 45 %).

По сбору масла испытываемые гибриды широко варьировали. В 2024 г. в сравнении с гибридом-стандартом Тайзар гибриды ВК101-вс А × ЛГ59-вс, ЛГ56-вс А × ВК305-вс и ЛГ57-вс А × ВК305-вс показали более высокие значения. В 2025 г. гибрид Тайзар имел максимальное значение по сбору масла – 1,88 т/га, а гибрид Стеарин набрал только 1,33 т/га. Среди экспериментальных гибридов высокими значениями обладали гибридные комбинации ЛГ56-вс А × ВК305-вс (1,79 т/га) и ЛГ57-вс А × ВК305-вс (1,76 т/га).

По массе 1000 семян наибольшие значения имел гибрид Окси (71 г). Экспериментальные гибриды показывали от 46 г у гибрида ЛГ57-вс А × ЛГ58-вс до 56 г у ЛГ56-вс А × ВК305-вс при средней массе 1000 семян у гибрида Стеарин – 54 г и у гибрида Тайзар – 56 г. Лузжистость растений для всех гибридов была сходной и в среднем за два года испытаний составляла от 21 % у гибрида Тайзар до 27 % у гибрида ЛГ56-вс А × ЛГ58-вс.

Экспериментальные гибриды ЛГ56-вс А × ВК305-вс и ВК101-вс А × ВК32-13-вс-ими относились к среднеранней группе спелости, все другие гибриды – к среднеспелой группе.

По высоте экспериментальные гибриды имели значительные различия, включая и гибриды-стандарты. Среди гибридов выделились низкорослые формы с высотой от 153 до 167 см: ЛГ56-вс × ЛГ58-вс, ЛГ57-вс А × ВК305-вс, ЛГ57-вс А × ЛГ58-вс, ЛГ57-вс А × ЛГ59-вс и гибрид Стеарин. Средней высотой (172–184 см) обладали комбинации ВК101-вс А × ЛГ58-вс, ВК101-вс А × ЛГ59-вс, ЛГ56-вс А × ВК305-вс и гибрид Тайзар. Один экспериментальный гибрид ВК101-вс А × ВК32-13-вс-ими и гибрид Окси имели высоту 191 и 194 см. Диаметр корзинки всех гибридов варьировал от 18 см у гибрида Окси до 22 см у ВК101-вс А × ЛГ59-вс и ЛГ57-вс А × ЛГ58-вс.

Кроме оценки селекционно ценных признаков растений F_1 , в товарных семенах экспериментальных гибридов F_2 определили содержание основных жирных кислот в масле. Для этого на каждой делянке самоопыляли по 5 растений F_1 , после чего полученные при изоляции товарные семена объединяли и анализировали. Гибрид ЛГ56-вс А × ЛГ58-вс содержал около 10,6 % стеариновой кислоты, другие экспериментальные гибриды – более 12 % С18:0 (таблица 56). Содержание линолевой кислоты для всех гибридов не превышало 2,4 %, за исключением гибрида ВК101-вс А × ЛГ59-вс, для которого данный показатель составил 9,8 %.

Также было проведено экологическое испытание некоторых гибридов в условиях предгорной зоны Краснодарского края на Армавирской опытной станции ВНИИМК (АОС), г. Армавир, в 2024 и 2025 гг. В данной точке за

стандарт в оба года исследований был выбран продуктивный масличный гибрид Суринат, в 2024 г. также проводили сравнение с гибридами Стеарин и Тайзар.

Таблица 56 – Содержание основных жирных кислот в товарных маслосеменах экспериментальных гибридов в 2025 г.

Генотип	Содержание жирных кислот в средней пробе семян, %		
	C18:0	C18:1	C18:2
Окси (st)	4,0	87,0	2,3
Стеарин (st)	15,4	68,2	6,8
ВК101-вс А × ЛГ58-вс	12,9	75,9	1,9
ВК101-вс А × ЛГ59-вс	13,8	67,8	9,8
ВК101-вс А × ВК32-13	13,4	75,8	1,8
ЛГ56-вс А × ВК305-вс	12,2	78,7	1,3
ЛГ56-вс А × ЛГ58-вс	10,6	79,2	1,8
ЛГ57-вс А × ВК305-вс	12,2	77,3	1,7
ЛГ57-вс А × ЛГ58-вс	13,2	76,4	1,7
ЛГ57-вс А × ЛГ59-вс	12,4	76,2	2,4

По результатам экологического сортоиспытания в условиях в 2024 г. три изучаемых высокостеариновых гибрида показали урожайность выше 3 т/га, что было достоверно выше, чем у гибрида-стандарта Тайзар (таблица 57). Гибриды ВК101-вс А × ЛГ59-вс и ЛГ57-вс × ВК305-вс показали урожайность 3,05 и 3,19 т/га, что соответствовало уровню урожайности гибрида Стеарин (3,11 т/га).

Гибрид ЛГ56-вс А × ВК305-вс достоверно превысил гибриды-стандарты Стеарин и Суринат на 0,57 и 0,24 т/га соответственно. Все экспериментальные гибриды имели масличность 45,6–46,0 %. По сбору масла гибрид ЛГ56-вс А × ВК305-вс показал также наивысшее значение – 1,52 т/га.

По результатам испытания в 2025 г. установили, что урожайность экспериментальных высокостеариновых гибридов составляла от 2,60 т/га у гибрида ЛГ56-вс А × ЛГ58-вс до 3,17 т/га у гибрида ЛГ56-вс А × ВК305-вс (таблица 58). Урожайность, статистически равную значению гибрида-стандарта Суринат, показал только гибрид ЛГ56-вс А × ВК305-вс, однако масличность данного гибрида в засушливых условиях 2025 г. заметно снизилась до 39,4 %.

Таблица 57 – Результаты экологического сортоиспытания высокостеариновых гибридов на Армавирской опытной станции ВНИИМК (АОС) в 2024 г.

Наименование	Период всходы – физиологическая спелость, дни	Урожайность		Сбор масла, т/га	Масличность, %	Масса 1000 семян, г	Высота растений, см	Диаметр корзинки, см
		т/га	± к st Суринат					
Тайзар (st)	96	2,49	-0,95	1,06	47,1	61,2	144,2	21,9
Стеарин	99	3,11	-0,33	1,35	48,1	58,5	147,5	21,8
ВК101-вс А × ЛГ59-вс	97	3,05	-0,39	1,26	46,0	54,1	147,8	21,0
ЛГ56-вс А × ВК305-вс	100	3,68	0,24	1,52	45,9	60,7	153,2	22,5
ЛГ57-вс А × ВК305-вс	96	3,19	-0,25	1,31	45,6	52,2	142,4	19,7
Суринат (st)	98	3,44	0	1,43	46,0	51,3	145,7	19,7

HCP₀₅ 0,23

Таблица 58 – Результаты экологического сортоиспытания высокостеариновых гибридов на Армавирской опытной станции ВНИИМК (АОС) в 2025 г.

Гибрид	Период всходы - физиологическая спелость, дни	Урожайность, т/га		Сбор масла, т/га	Масличность, %	Масса 1000 семян, г	Высота растений, м	Диаметр корзинки, см
		т/га	± к st Суринат					
ВК101-вс А × ЛГ58-вс	98	2,80	-0,42	1,14	45,2	44,3	156,5	14,4
ЛГ56-вс А × ВК305-вс	100	3,17	-0,05	1,13	39,4	45,3	168,1	18,3
ЛГ56-вс А × ЛГ58-вс	99	2,60	-0,62	0,94	40,2	48,3	153,8	18,3
ЛГ57-вс А × ВК305-вс	98	2,75	-0,47	1,08	43,7	41,4	161,4	21,7
Суринат (st)	98	3,22	0	1,33	45,8	46,2	139,3	18,8

HCP₀₅ 0,26

По результатам испытаний гибридов в двух точках (г. Краснодар и г. Армавир) в течение нескольких лет можно сделать вывод о том, что высокостеариновые гибриды по селекционно важным признакам показывают приемлемый уровень продуктивности, масличности, массы 1000 семян и сбора масла на уровне гибридов-стандартов, а в некоторых случаях и превосходят их. На основании испытаний в 2022–2023 гг. гибрид Стеарин был передан на государственное сортоиспытание, которое успешно прошел и был включен в реестр охраняемых селекционных достижений в 2025 г. Кроме того, новый перспективный гибрид ЛГ56-вс А × ВК305-вс в разные годы показал лучшие показатели по продуктивности.

5.4 Селекция на иммунитет

Засоренность полей заразой является одним из ключевых факторов, снижающих продуктивность подсолнечника в Российской Федерации. В связи с этим признак устойчивости (ген *Or₇*) к вирулентной и распространенной в последние годы расе G заразы (седьмая раса) был введен гибридизацией в высокостеариновый селекционный материал.

Ежегодно при создании заразоустойчивых линий в каждом поколении, начиная с I_1F_1 , в лаборатории иммунитета ВНИИМК проводилась фитопатологическая оценка на устойчивость к смеси рас заразы с преобладанием расы G. В результате чего данный признак был закреплён в генотипе трех селекционных высокостеариновых линий подсолнечника ВК305-вс, ВК101-вс-зу Б и ЛГ56-вс-зу, а также в новых селекционных линиях ВК551-зу-лмру, ВК305, ВК301-ор, ВК678-зу, ВК21-сур-зу, ВК305-сур (приложение И). Данные линии показывали высокую степень устойчивости на инфекционном фоне в сравнении со стандартным восприимчивым сортом подсолнечника ВНИИМК 8883 (таблица 59). Параллельно в лаборатории молекулярно-генетических исследований ВНИИМК оценивали аллельное состояние гена *Or₇* по молекулярному маркеру *HaOR7*. Было установлено, что

все высокостеариновые заразиоустойчивые линии и новые заразиоустойчивые линии, которые являются родительскими компонентами новых заразиоустойчивых гибридов, были гомозиготными по гену *Or7*.

Таблица 59 – Оценка устойчивости высокостеариновых селекционных линий к заразиоу на искусственном инфекционном фоне и по маркеру *HaOR7* (индивидуальная оценка по 10 растений)

Образец	Год	Пораженность, %	Степень поражения, количество клубеньков, шт./растение	Наличие маркера <i>HaOR7</i>
ВНИИМК8883 (st1)	2022	100	>30	S
	2023	100	>30	S
	2024	100	>30	S
	2025	100	>30	S
ВК305-вс	2022	40	0,6	R
	2023	60	0,9	R
	2024	80	2,0	R
	2025	50	0,7	R
ВК101-вс-зу Б	2022	80	3,7	R
	2023	80	3,8	R
	2024	60	2,2	R
	2025	40	0,9	R
ВК101-вс-зу А	2025	40	1,1	R
ВК934-вс-зу	2023	70	1,7	R
	2024	30	0,3	R
	2025	10	0,1	R
ВК305	2022	70	2,1	R
	2023	90	2,7	R
	2024	50	1,6	R
	2025	90	5,0	R
ВК551-зу-лмру	2022	30	0,3	R
	2023	30	0,4	R
	2024	20	0,2	R
	2025	30	0,5	R
ВК678-зу	2022	0	0	R
	2023	0	0	R
	2024	0	0	R
	2025	0	0	R
ВК301-ор	2022	0	0	R
	2023	0	0	R
	2024	0	0	R
	2025	0	0	R
ВК21-сур-зу	2024	50	3,5	R
ВК305-сур	2024	80	3,5	R
ВК21-клп-во (st2)	2021	100	>30	S

Так как одна из родительских линий гибрида Стеарин ВК305-вс устойчива к расе G заразики и несет доминантный ген *Or₇*, гибрид гетерозиготен по данному гену и показывает высокую устойчивость к заразики (таблица 60). В сравнении с контрольными гомозиготными по гену *Or₇* гибридами Протектор, Лаврус и Сурус ОР, разработанными параллельно с выполнением данной темы, степень поражения несколько выше, однако в сравнении с контрольным сортом ВНИИМК 8883 и контрольным гибридом Сурус, неустойчивым к заразики, среднее количество клубеньков заразики на растениях гибрида Стеарин существенно ниже (таблица 60).

Гибриды Стеарин, Протектор, Лаврус, Арсенал ОР, Сурус ОР, показавшие высокую устойчивость к заразики и высокую продуктивность, прошли государственное сортоиспытание и были включены в реестр охраняемых и допущенных к использованию, а также их родительские линии (приложение И).

Таблица 60 – Оценка устойчивости гибрида Стеарин к заразики на искусственном инфекционном фоне и по маркеру *HaOR7* (индивидуальная оценка по 10 растений), ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, 2022–2024 гг.

Образец	Год	Пораженность, %	Степень поражения, количество клубеньков, шт.	Наличие маркера HaOR7
ВНИИМК8883 (st1)	2022	100	>30	S
	2023	100	>30	S
	2024	100	>30	S
Стеарин	2022	70	2,6	RS
	2023	80	2,4	RS
	2024	80	4,4	RS
Протектор	2022	20	2,0	R
	2023	30	0,9	R
	2024	40	0,4	R
Лаврус	2024	60	2,9	R
Арсенал ОР	2024	10	0,2	R
Сурус ОР	2024	50	0,7	R
Сурус (st2)	2024	100	>30	S

Кроме устойчивости к заразице, в полевых условиях также проводили оценку поражения растений новых линий и экспериментальных гибридов другими патогенами (таблица 61). Большинство линий показали отсутствие симптомов фомопсиса и ржавчины в полевых условиях, что связано с сильной засухой в июле-августе 2025 г. В таких условиях данные болезни развиваются слабо. Слабая пораженность фомопсисом (3 %) отмечена только для линии ЛГ59-вс. Не более 5 % растений линии ЛГ37 были поражены ржавчиной. В то же время поражение пепельной гнилью в сравнении с другими болезнями было более выражено, так как данный патоген интенсивнее поражает растения в засушливые годы при высокой температуре воздуха. Среди линий-доноров высокостеариновости ЛГ36 имела слабую пораженность всеми патогенами, за исключением белой гнили, которой было поражено до 30 % растений. Линии ЛГ34 и ЛГ37 сильно поразились фузариозом (60 и 50 % соответственно) и пепельной гнилью (60 и 85 % соответственно).

Таблица 61 – Результаты полевой фитопатологической оценки высокостеариновых линий подсолнечника (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, х. Октябрьский, 2025 г.)

Линия	Пораженность, %							
	Фомопсис	Фомоз	Гниль корзинок	Фузариоз	Пепельная гниль	Бактериоз (прикорневая гниль)	Белая гниль	Ржавчина
Линии-доноры высокостеариновости								
ЛГ34	0	0	15	60	85	0	0	0
ЛГ36	0	0	5	5	5	5	30	0
ЛГ37	0	0	0	50	60	0	0	5
Селекционные высокостеариновые отцовские линии								
ВК305-вс	0	12	0	20	28	0	0	0
ЛГ59-вс	3	8	3	25	35	0	0	0
ЛГ58-вс	0	0	3	8	30	0	10	0
ВК305 (st)	0	0	10	5	25	0	0	0
Селекционные высокостеариновые материнские линии								
ВК101-вс	0	5	0	20	33	0	5	0
ВК101-вс-зу	0	0	0	23	23	10	5	0
ЛГ56-вс	0	8	0	13	20	0	0	0
ЛГ57-вс	0	8	5	13	20	0	5	0
ВК1-клп (st)	0	0	0	8	8	10	0	0

Среди отцовских селекционных высокостеариновых линий наибольшее поражение пепельной гнилью составило 28–35 %, что сопоставимо со значениями, установленными для контрольной линии ВК305. На линии ВК305-вс отмечены симптомы фомоза и фузариоза при пораженности 12 и 20 % соответственно. Около 25 % растений линии ЛГ59-вс были поражены фузариозом (таблица 61). До 10 % растений линии ЛГ58-вс были поражены белой гнилью.

Среди материнских селекционных высокостеариновых линий наибольшая пораженность пепельной гнилью отмечена у линий ВК101-вс (33 %) и ВК101-вс-зу (23 %), а для линий ЛГ56-вс и ЛГ57-вс данный показатель составил 20 %. Около 20–23 % растений линий ВК101-вс и ВК101-вс-зу были поражены фузариозом, для линий ЛГ56-вс и ЛГ57-вс данный показатель составил 13 %. Пораженность другими патогенами была ниже 10 % (таблица 61). Гниль корзинок отмечена только на линии ЛГ57-вс. Бактериоз прикорневой зоны зафиксирован на растениях линий ВК101-вс-зу и на контрольной линии ВК1-клп.

Экспериментальные гибриды показали высокую степень устойчивости ко всем патогенам (таблица 62). На растениях F_1 не было зафиксировано симптомов поражения фомопсисом и фузариозом, за исключением гибрида Стеарин, 5 % растений которого имели признаки поражения фузариозом.

В отличие от линий, пепельная гниль была отмечена только на растениях гибридов Стеарин, Окси и ЛГ57-вс $A \times$ ЛГ59-вс со слабой пораженностью менее 5 %. Единичные растения с ржавчиной (3 %) установлены у гибридных комбинаций ВК101-вс $A \times$ ВК32-13-вс-ими, ЛГ56-вс $A \times$ ЛГ58-вс, ЛГ57-вс $A \times$ ЛГ58-вс. Гнили корзинок отмечены на всех контрольных и экспериментальных гибридах, кроме ВК101-вс $A \times$ ВК32-13-вс-ими. Пораженность белой гнилью варьировала от 0 % у гибрида ЛГ57-вс $A \times$ ВК305-вс до 23 % у гибрида ЛГ56-вс $A \times$ ЛГ58-вс. По всем другим патогенам пораженность была слабой и составила не более 10 %.

Таблица 63 – Результаты полевой фитопатологической оценки высокостеариновых гибридов подсолнечника (ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, х. Октябрьский, 2025 г.)

Гибрид	Пораженность, %							
	Фомопсис	Фомоз	Гниль корзинок	Фузариоз	Пепельная гниль	Бактериоз (прикорневая гниль)	Белая гниль	Ржавчина
Стеарин	0	0	5	5	5	0	18	0
ВК101-вс А × ЛГ58-вс	0	5	5	0	0	0	13	0
ВК101-вс А × ЛГ59-вс	0	5	15	0	0	5	18	0
ВК101-вс А × ВК32-13-вс-ими	0	5	0	0	0	0	13	3
ЛГ56-вс А × ВК305-вс	0	8	5	0	0	0	5	0
ЛГ56-вс А × ЛГ58-вс	0	3	13	0	0	0	23	3
ЛГ57-вс А × ВК305-вс	0	0	18	0	0	8	0	0
ЛГ57-вс А × ЛГ58-вс	0	0	3	0	0	0	5	3
ЛГ57-вс А × ЛГ59-вс	0	10	8	0	5	5	5	0
Окси (st)	0	0	15	0	3	5	5	0

Таким образом, новые линии и гибриды с измененным составом жирных кислот показали в полевых условиях отсутствие значимого поражения основными патогенами подсолнечника. Кроме того, линии ВК305-вс, ВК101-вс-зу, ЛГ56-вс и гибрид Стеарин обладали не только признаками высокостеариновости, среднеолеиновости и низколинолевости, но и генетической устойчивостью к расе G заразики. Экспериментальный гибрид ЛГ56-вс А × ВК305-вс, выделившийся по результатам испытаний, показал высокую устойчивость к различным патогенам подсолнечника в полевых условиях.

5.5 Характеристика высокостеаринового среднеолеинового низколинолевого гибрида подсолнечника Стеарин

Простой межлинейный гибрид подсолнечника Стеарин получен в рамках селекционно генетической программы создания растений с

полутвёрдым типом масла и высокой окислительной стабильностью. Формула гибрида: ВК101-вс А (ЦМС РЕТ1) × ВК305-вс (Rf). Гибрид Стеарин гомозиготен по генам высокого содержания стеариновой (13 %) и олеиновой кислот (75 %) в масле семян, гетерозиготен по доминантному гену *Or7*.

Гибрид Стеарин относится к среднеранней группе спелости, вегетационный период до уборочной спелости составляет 107 дней. Обладает устойчивостью к заразице (расы А-Г) и возбудителю ложной мучнистой росы (расы 330, 710, 730, 334 и 734), толерантностью к фомопсису.

Гибрид Стеарин характеризуется высокой биологической урожайностью семян (3,8 т/га), масличностью 49 % и низкой лузжистостью 21 %, масса 1000 семян равна 51 г, высота растений – 148 см, диаметр корзинок – 23 см.

В 2025 г. в Вознесенском филиале ВНИИМК на площади 1 га выращивали производственный посев гибрида Стеарин (рисунок 44). Предшественником была озимая пшеница. Вегетация растений проходила в условиях сильной засухи. Урожайность гибрида составила 2,0 т/га, масличность – 40 %, масса 1000 семян – 51 г.

Биохимическая характеристика высокостеаринового среднеолеинового низколинолевого масла гибрида Стеарин

По качеству масла гибрид Стеарин отличается высоким содержанием насыщенных жирных кислот (21,3 %) (таблица 63), главным образом за счет повышенного содержания стеариновой кислоты – 13,3 %. Количество олеиновой кислоты составило 75,4 %, а линолевой кислоты – не более 3 %, что также способствовало высокому индукционному периоду. Главной особенностью этого гибрида является стойкость его масла к окислению (таблица 65). Для сравнения (контроля) использовали высокоолеиновый гибрид Клип ВО и сорт масличного типа Умник.



Рисунок 44 – Производственный посев гибрида Стеарин,
Вознесенский филиал ВНИИМК, 2025 г.
(А – в фазе цветения, Б – в стадии физиологической спелости)

Общее содержание токоферолов (витамина Е) в масле гибридов Стеарин и Клип ВО составило 737 мг/кг, в составе масла испытываемых гибридов содержался только α -токоферол. С увеличением содержания стеариновой кислоты и высоким содержанием олеиновой кислоты «время жизни» масла, т.е. период без признаков окисления, значительно увеличилось. Так, у сорта подсолнечника Умник с традиционным (линолевым) типом масла индукционный период при температуре 120 °С составил 3 ч (рисунок 45а), у высокоолеинового гибрида Клип ВО – 14 ч (рисунок 45б), а у высокостеаринового высокоолеинового гибрида Стеарин – 20 ч (рисунок 45в).

Таблица 63 – Биохимическая характеристика масла семян подсолнечника гибрида Стеарин

Генотип	Содержание жирных кислот, %					Σ НЖК, %	Токоферол		КЧ*, мг КОН/г масла	ЙЧ**, г/100г	ИП*** (120 °С), часы
	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2	другие		ОСТ, мг/кг	α , %			
Умник	5,4	3,5	45,3	44,5	1,3	10,1	752	100	0,85	116	3,3
Клип ВО	3,9	3,2	86,2	4,5	2,2	8,9	737	100	0,67	82	14,7
Стеарин	4,6	13,3	75,4	3,0	3,7	21,3	737	100	0,57	70	20,3

* – кислотное число, ** – йодное число, *** – индукционный период

Таким образом, окислительная стабильность подсолнечных масел возрастает в ряду «линолевый – высокоолеиновый – высокостеариновый низколинолевый типы».

Высокостеариновое подсолнечное масло имеет полутвердую консистенцию при температуре 10 °С, и твердую – при 5 °С (рисунок 46).

Unit	1	Serial number	07104	Printing date	27.01.2023 0:04:23
Block	B	Cell constant	1	Determination date	26.01.2023 8:28:49
Channel	1	User	Administrator		
ID 1			ID 2		
No2					
Induction time		14,82 h			
Method name		Default		Creation date	
Creator		unknown		23.07.2015 11:09:02	
Temperature		120 °C		Stop time	
				0.00 h	

Таким образом, созданный высокостеариновый среднеолеиновый гибрид подсолнечника Стеарин обладает не только уникальным составом жирных кислот, но и уникальными физико-химическими свойствами, а также высокой оксистабильностью. Масло данного гибрида может быть использовано как фритюрное масло напрямую после экстракции, так и после фракционирования для производства твердого растительного жира, являющегося полезной для здоровья альтернативой частично гидрогенизированным и насыщенным тропическим жирам лауриновой и пальмитиновой групп.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании проведенных исследований создана база данных жирнокислотного состава масел линий биохимической коллекции подсолнечника ФГБНУ ФНЦ ВНИИМК, на которую получено свидетельство о государственной регистрации в Роспатенте (№2025624145). При анализе состава жирных кислот в семенах 76 инбредных линий биохимической коллекции ВНИИМК установлена широкая изменчивость содержания пальмитиновой (2,8–28,4 %), стеариновой (1,1–22,4 %), олеиновой (7,7–92,2 %), линолевой (0,8–71,1 %) жирных кислот.

На основе созданной базы данных разработана классификация линий биохимической коллекции ВНИИМК по содержанию стеариновой и пальмитиновой жирных кислот на основании изучения их фенотипической изменчивости. Выделены низкостеариновый (1,0–3,0 %), нормальный (3,1–7,0 %), среднестеариновый (10,0–12,0 %) и высокостеариновый классы (13,0–23,0 %). По содержанию пальмитиновой кислоты линии разделили на четыре класса: низкопальмитиновый (2,0–5,0 %), нормальный (5,1–9,0 %), среднепальмитиновый (10,0–13,0 %) и высокопальмитиновый (15,0–29,0 %).

Созданы восемь новых линий-доноров: ЛГ31, ЛГ32, ЛГ33, ЛГ34, ЛГ36, ЛГ36, ЛГ37, ЛГ38 с высоким содержанием стеариновой кислоты (13–22 %). Из них линии ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 и ЛГ38 отличаются наиболее высоким содержанием стеариновой кислоты 17–22 % в масле при среднем уровне содержания олеиновой кислоты 64–66 %, а линия ЛГ33 показывает наивысшее содержание стеариновой кислоты 24 % и наименьшее содержание олеиновой кислоты – 13,5 %.

Путем рекомбинационного совмещения мутаций высокопальмитиновости и высокостеариновости масла созданы пять линий-доноров высокого содержания насыщенных жирных кислот: ЛГ51 (20,6 % C16:0 и 11,2 % C18:0), ЛГ52 (15,6 % C16:0 и 18,4 % C18:0), ЛГ53 (19,9 % C16:0 и 14,0 % C18:0), ЛГ54 (12,7 % C16:0 и 19,0 % C18:0), ЛГ55 (15,1 % C16:0 и

17,3 % C18:0) с суммой насыщенных жирных кислот от 34,3 до 36,8 %. Линии с подобным содержанием насыщенных жирных кислот как у доноров ЛГ52 и ЛГ55 созданы впервые в мире.

Установлено значительное модификационное увеличение содержания стеариновой (на 10,2–12,1 %) и снижение содержания олеиновой (на 16,6–16,8 %) кислот в масле семян мутантных линий подсолнечника ЛГ34, ЛГ36 и ЛГ37 при выращивании в условиях камеры гидропоники по отношению к полевым условиям. Для признака содержания стеариновой кислоты обнаружена сильная отрицательная корреляция с максимальной и среднесуточной температурой воздуха ($r = -0,94$ и $r = -0,85$), с минимальной температурой воздуха отмечена положительная связь ($r = 0,86$).

В семенах высокостеариновой среднеолеиновой линии ЛГ36 установлен осевой градиент содержания стеариновой кислоты в направлении от геммулы к семядолям на 4,1 %, а также закономерный обратный градиент содержания олеиновой кислоты на 4,0 %. В семенах линии ЛГ51 явление осевого градиента установлено для всех основных жирных кислот: содержание пальмитиновой и линолевой жирных кислот выше в геммуре на 6,2 и 3,4 % соответственно, а содержание стеариновой и олеиновой кислот выше в семядолях на 4,0 и 5,6 % соответственно.

Подтвержден дигенный рецессивный тип наследования мутации высокостеариновости на линолевом и среднеолеиновом генетических фонах в F_1 и F_2 .

Гибридологический анализ скрещивания линий ЛГ36 и ЛГ51, несущих мутации высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости, показал, что в поколении F_1 содержание олеиновой кислоты не превышает 16 %, а степень доминирования мутации *Ol* составляет в среднем -0,95. Пенетрантность доминантного аллеля *Ol*, контролирующего признак высокоолеиновости, равна 0 % при гетерозиготном состоянии генов высокопальмитиновости и гомозиготном состоянии генов высокостеариновости. В поколении F_2 расщепление по признаку содержания

олеиновой кислоты соответствовало моногенному рецессивному типу 3:1 при $\chi^2 = 0,30$ и 0,83 в двух повторениях опыта. Расщепление в поколении F₃ также указывает на рецессивное моногенное наследование признака высокоолеиновости в изучаемой комбинации скрещивания при $\chi^2 = 1,12$.

В поколении F₂ ЛГ36 × ЛГ51 выявлены 7 семян (при n=320) с фенотипом НРНСМОЛЛ (высокопальмитиновый, высокостеариновый, среднеолеиновый, низколинолевый), что соответствует отношению 63:1 для гомозиготы по трем генам *p1*, *p2*, *Ol* при значении $\chi^2 = 0,81$. В поколении F₃ доказана возможность рекомбинационного объединения мутаций высокопальмитиновости (*p1p2*), высокостеариновости (*es1es2*) и высокоолеиновости (*Ol*) в одном генотипе. Выявлены пять уникальных семей, в семенах которых установлено фенотипическое проявление всех изучаемых мутаций при содержании пальмитиновой кислоты – от 11,0 до 14,7 %, стеариновой – от 18,7 до 22,2 %, олеиновой – от 51,1 до 54,9 % и линолевой – менее 10,0 %.

В поколении F₄ выделена полимутантная линия подсолнечника ЛГ50, в масле семян которой стабильно в ряду поколений содержится 11,5 % С16:0, 17,2 % С18:0, 64,2 % С18:1 и 2,2 % С18:2. Линия с подобным жирнокислотным составом масла не имеет аналогов в мире.

Созданы шесть линий закрепителей стерильности пыльцы и их стерильные ЦМС-аналоги: ВК1-вс-клп, ВК101-вс, ВК101-вс-зу, ЛГ56-вс, ЛГ56-вс-зу и ЛГ57-вс, являющиеся материнскими формами гибридов подсолнечника. Из них две линии – ВК101-вс-зу и ЛГ56-вс-зу – обладают генетической устойчивостью к расе G заразики (ген *Or7*), а линии ВК1-вс-клп устойчива к имидазолиновым гербицидам (ген *CLHA-Plus*).

Созданы впервые четыре высокостеариновые среднеолеиновые низколинолевые линии восстановители фертильности пыльцы: ВК32-13-вс-ими, ВК305-вс, ЛГ58-вс, ЛГ59-вс, являющиеся отцовскими компонентами гибридов. Из них линия ВК305-вс содержит в генотипе ген *Or7*,

контролирующий устойчивость к расе G заразихи, а линия ВК32-13-вс-ими устойчива к имидазолиновым гербицидам (ген *Imr*).

Полученный при проведении исследования промышленный гибрид Стеарин в 2023 г. передан на государственное сортоиспытание, в 2025 г. внесен в реестр охраняемых селекционных достижений и допущен к использованию. Также получены патенты на родительские компоненты этого гибрида – линии ВК101-вс и ВК305-вс.

Масло гибрида Стеарин отличается высоким содержанием суммы насыщенных жирных кислот (21,3 %) и относится к высокостеариновому среднеолеиновому низколинолевому типу (C18:0 – 13,3 %, C18:1 – 75,4 %, C18:2 – 3,0 %). Обладает высоким индукционным периодом окисления около 20 часов при 120 °С, что в 6,6 раза выше, чем у традиционного подсолнечного масла и в 1,4 раза больше, чем у высокоолеинового масла, а также имеет полутвердую консистенцию при +10 °С и твердую консистенцию при +5 °С, что делает его перспективным для использования в пищевой промышленности.

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИОННОЙ И ПРОИЗВОДСТВЕННОЙ ПРАКТИКИ

Высокое содержание насыщенных жирных кислот в масле семян ($> 30\%$) возможно достичь тремя способами: при использовании мутации высокостеариновости, при использовании мутации высокопальмитиновости и при их совместном присутствии в генотипе в гомозиготном состоянии.

В селекционной работе на повышение содержания насыщенных жирных кислот следует использовать линии-доноры ЛГ31, ЛГ32, ЛГ33, ЛГ34, ЛГ35, ЛГ36, ЛГ37, ЛГ38, ЛГ39, ЛГ50, ЛГ51, ЛГ52, ЛГ53, ЛГ54 и ЛГ55.

При создании новых селекционных линий с признаком высокостеариновости необходимо учитывать дигенный рецессивный характер его наследования. Получение гибридов с высоким содержанием стеариновой кислоты возможно только при скрещивании гомозиготных линий по генам *es1* и *es2*.

При скрещивании образцов, обладающих признаками высокостеариновости и высокопальмитиновости, с высокоолеиновыми образцами необходимо учитывать рецессивный характер наследования мутации *Ol* в данной генотипической среде.

Получение рекомбинантного генотипа с фенотипическим проявлением мутаций высокопальмитиновости, высокостеариновости и высокоолеиновости возможно при использовании ступенчатых скрещиваний и отбора из выборки большого объема поколения F_2 .

При использовании метода «прижизненного» анализа жирнокислотного состава семян подсолнечника высокостеариновых и высоконасыщенных линий необходимо учитывать наличие осевого градиента содержания основных жирных кислот.

При выращивании высокостеариновых среднеолеиновых линий и гибридов необходимо учитывать модификационную изменчивость содержания стеариновой, олеиновой и линолевой кислот.

Линии ВК101-вс, ЛГ56-вс и ЛГ57-вс могут быть использованы в качестве материнского компонента гибридов с высоким содержанием стеариновой кислоты. Линии ЛГ56-вс-зу и ВК101-вс-зу, обладающие генетической устойчивостью к заразихе расы G, представляют интерес для селекции заразихоустойчивых гибридов с измененным качеством масла. Линия ВК1-вс-клп рекомендована для использования в селекции гербицидоустойчивых гибридов.

Линии ВК305-вс, ЛГ58-вс, ЛГ59-вс и ВК32-13-вс-ими, показавшие высокие результаты в качестве отцовских форм высокостеариновых гибридов, рекомендованы для включения в селекционную программу. Заразихоустойчивая линия ВК305-вс и гербицидоустойчивая линия ВК32-13-вс-ими представляют особый интерес для дальнейшего селекционного использования при создании гибридов.

Производственные посевы гибрида Стеарин, обладающего высоким содержанием стеариновой кислоты на среднеолеиновом фоне, а также семеноводческие посевы его родительских линий необходимо размещать при пространственной изоляции в связи с рецессивным характером признака высокостеариновости.

Линии ЛГ34, ЛГ36, ЛГ37 могут быть использованы при получении экспериментальных масел подсолнечника с содержанием 22 % стеариновой и 65 % олеиновой кислоты для изучения их физико-химических свойств.

Высокостеариновое среднеолеиновое низколинолевое масло гибрида Стеарин, обладающее стабильностью к окислению в 6,6 раз выше, чем у традиционного подсолнечного масла, и в 1,4 раза больше, чем у высокоолеинового масла, может быть использовано для производства фритюрных жиров. За счет высокого содержания стеариновой кислоты (около 13 %) масло данного типа может использоваться в качестве сырья для производства натуральных твердых растительных масел для пищевого использования, а также при производстве косметических и лекарственных средств.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Adoyo, G. O. Physico-chemical properties of kernel from coconut (*Cocos nucifera* L.) varieties grown at the Kenyan Coast / G. O. Adoyo, D. N. Sila, A. N. Onyango // *African Journal of Food Science*. – 2021. – Vol. 15. – P. 313–321.
2. Advances in plant breeding strategies: industrial and food crops / J. M. Al-Khayri, S. M. Jain, D. V. Johnson (Eds.). – Cham: Springer, 2019. – ISBN 978-3-030-23264-1. – DOI: 10.1007/978-3-030-23265-8.
3. Ahmed, M. F. M. Effects of irrigation water quantities and seasonal variation on oil content and fatty acid composition of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / M. F. M. Ahmed, A. K. A. Shouk, F. G. Ahmed // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 2007. – Vol. 87. – P. 1806–1809. – DOI: 10.1002/jsfa.2634.
4. Akhter, S. *Mangifera sylvatica* (Wild Mango): A new cocoa butter alternative / S. Akhter, M. A. McDonald, R. Marriott // *Scientific Reports*. – Newton. – Vol. 6. – Art. № 32050. – P. 1–9. – DOI: 10.1038/srep32050.
5. Akhtouch, B. Genetic study of recessive broomrape resistance in sunflower / B. Akhtouch, L. Del Moral, A. Leon, L. Velasco, J. M. Fernández-Martínez, B. Pérez-Vich // *Euphytica*. – 2016. – Vol. 209. – P. 419–428. – DOI: 10.1007/s10681-016-1652-z.
6. Akhtouch, B. Inheritance of resistance to race F of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in sunflower lines of different origin / B. Akhtouch, J. Muñoz-Ruz, J. M. Melero-Vara, J. M. Fernández-Martínez, J. Dominguez // *Plant Breeding*. – 2002. – Vol. 121. – P. 266–268. – DOI: 10.1111/j.1439-0523.2006.01278.x.
7. Alberio, C. A new sunflower high oleic mutation confers stable oil grain fatty acid composition across environments / C. Alberio, N. G. Izquierdo, T. Galella, S. Zuil, R. Reid, A. Zambelli // *European Journal of Agronomy*. – 2016. – Vol. 73. – P. 25–33.
8. Alhaji, A. M. Palm oil (*Elaeis guineensis*): A journey through sustainability, processing, and utilization / A. M. Alhaji, E. S. Almeida, C. R.

Carneiro, C. A. S. da Silva, S. Monteiro, J. S. d. R. Coimbra // Foods. – 2024. – Vol. 13. – Art. № 2814. DOI: 10.3390/foods13172814.

9. Ali, Q. Physico-chemical attributes of seed oil from drought stressed sunflower (*Helianthus annuus* L.) plants / Q. Ali, S. Basra, F. Anwar // Grasas y Aceites. – 2009. – Vol. 60. – P. 477–483. – DOI: 10.3989/gya.021009.

10. Al-Khatib, K. Imazethapyr resistance in common sunflower (*Helianthus annuus*) / K. Al-Khatib, J. R. Baumgartner, D. E. Peterson, R. S. Currie // Weed Science. – 1998. – Vol. 46, No. 4. – P. 403–407. – DOI: 10.1017/S0043174500090809.

11. Al-Khatib, K. Registration of four genetic stocks of sunflower resistant to imidazolinone herbicides / K. Al-Khatib, J. F. Miller // Crop Science. – 2000. – Vol. 40. – P. 869–870.

12. Amaral, F. P. do. Extração e caracterização qualitativa do óleo da polpa e amêndoas de frutos de macaúba [*Acrocomia aculeata* (Jacq) Lodd. ex Mart] coletada na região de Botucatu, SP / F. P. do Amaral, F. Broetto, C. B. Batistella, S. M. A. Jorge // Revista Energia na Agricultura. – 2011. – T. 26, №1. – C. 12–20. – DOI: 10.17224/EnergAgric.2011v26n1p12-20.

13. Anaschenko, A. V. The initial material for sunflower heterosis breeding // Proceedings of 6th ISC, Bucharest, Romania, 1974. Vol. 1. – P. 391–393.

14. Anastasi, U. Yield performance and grain lipid composition of standard and oleic sunflower as affected by water supply / U. Anastasi, C. Santonoceto, A. M. Giuffrè, O. Sortino, F. Gresta, V. Abbate // Field Crops Research. – 2010. – T. 119, №1. – P. 145–153. – DOI: 10.1016/j.fcr.2010.07.001.

15. Andrich, G. The oleic/linoleic ratio in achenes coming from sunflower lines treated with hard X-rays / G. Andrich, S. Balzini, A. Zinnai, R. Fiorentini, S. Baroncelli, C. Pugliesi // Proc. 13th Int. Sunflower Conf., Pisa, Italy. – 1992. – P. 1544–1549.

16. Angeloni, P. Fatty acid composition of high oleic sunflower hybrids in a changing environment / P. Angeloni, M. M. Echarte, G. Pereyra Irujo, N. Izquierdo,

L. Aguirrezábal // Field Crops Research. – 2017. – T. 202. – P. 146–157. – DOI: 10.1016/j.fcr.2016.04.005.

17. Antonova, T. The history of interconnected evolution of *Orobancha cumana* Wallr. and sunflower in the Russian Federation and Kazakhstan / T. Antonova // Proceedings of the 3rd International Symposium on Broomrape (*Orobancha* spp.) in Sunflower, Córdoba, Spain. – Paris: International Sunflower Association, 2014. – P. 57–64.

18. Anushree, S. Stearic sunflower oil as a sustainable and healthy alternative to palm oil / S. Anushree, M. André, D. Guillaume, F. Frédéric // Agronomy for Sustainable Development. – 2017. – Vol. 37. – Art. № 18. – DOI: 10.1007/s13593-017-0426-x.

19. Appaiah, P. Composition of coconut testa, coconut kernel and its oil / P. Appaiah, L. Sunil, P. K. Prasanth Kumar, A. G. Gopala Krishna // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 2014. – Vol. 91, No. 6. – P. 917–924. – DOI: 10.1007/s11746-014-2447-9.

20. Arias, A. Palm oil and coconut oil saturated fats: Properties, food applications, and health / A. Arias, A. Rizo Patron, S. Simmons, H. Bell, V. Alvarez // World Journal of Food Science and Technology. – 2023. – Vol. 7, No. 1. – P. 9–19. – DOI: 10.11648/j.wjfst.20230701.12.

21. Azeez, S. Fatty acid profile of coconut oil in relation to nut maturity and season in selected cultivars/hybrids / S. Azeez // British Food Journal. – 2007. – Vol. 109, No. 4. – P. 272–279. – DOI: 10.1108/00070700710736525.

22. Badouin, H. The sunflower genome provides insights into oil metabolism, flowering and Asterid evolution / H. Badouin, J. Gouzy, C. J. Grassa, F. Murat, S. E. Staton, L. Cottret et al. // Nature. – 2017. – Vol. 546, No. 7656. – P. 148–152. – DOI: 10.1038/nature22380.

23. Bahari, A. Synthesis of a cocoa butter equivalent by enzymatic interesterification of illipe butter and palm midfraction / A. Bahari, C. C. Akoh // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 2018. – Vol. 95, No. 5. – P. 547–555. – DOI: 10.1002/aocs.12083.

24. Baldini, M. Effects of different water availability on fatty acid composition of the oil in standard and high oleic sunflower hybrids / M. Baldini, R. Giovanardi, G. P. Vannozzi // Proceedings of the 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. – 2000. – P. A.79–A.84.
25. Baldini, M. Effects of water regime on fatty acid accumulation and final fatty acid composition in the oil of standard and high oleic sunflower hybrids / M. Baldini, R. Giovanardi, S. T. Enferadi, G. Vannozzi // Italian Journal of Agronomy. – 2002. – Vol. 6. – P. 119–126.
26. Berry, S. E. Triacylglycerol structure and interesterification of palmitic and stearic acid-rich fats: an overview and implications for cardiovascular disease / S. E. Berry // Nutrition Research Reviews. – 2009. – Vol. 22, No. 1. – P. 3–17. – DOI: 10.1017/S0954422409369267.
27. Blackman, B. K. Sunflower domestication alleles support single domestication center in eastern North America / B. K. Blackman, M. N. Scascitelli, M. C. Kane, H. H. Luton, D. A. Rasmussen, R. A. Bye, D. F. Lentz, L. H. Rieseberg // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2011. – Vol. 108, No. 34. – P. 14360–14365.
28. Bootello, M. A. Dry fractionation and crystallization kinetics of high-oleic high-stearic sunflower oil / M. A. Bootello, R. Garcés, E. Martínez-Force, J. J. Salas // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 2011. – Vol. 88, No. 10. – P. 1511–1519. – DOI: 10.1007/s11746-011-1827-7.
29. Bootello, M. A. Evaluation of high oleic-high stearic sunflower hard stearins for cocoa butter equivalent formulation / M. A. Bootello, R. W. Hartel, R. Garcés, E. Martínez-Force, J. J. Salas // Food Chemistry. – Newton. – Vol. 134, No. 3. – P. 1409–1417. – DOI: 10.1016/j.foodchem.2012.03.040.
30. Bora, P. Catolé palm (*Syagrus oleracea* Mart) fruits: Fatty and amino acids composition / P. Bora, R. Moreira // Grasas y Aceites. – 2003. – Vol. 54(2). – DOI: 10.3989/gya.2003.v54.i2.257.

31. Borodulina, A. A. Biochemical characteristics of the present sunflower varieties and hybrids / A. A. Borodulina, P. S. Popov, I. N. Harchenko // Proceedings of the 6th ISC, Bucharest, Romania. – 1974. – Vol. 1. – P. 239–245.
32. Breccia, G. Effect of Ahas11-1 and Ahas11-4 alleles on herbicide resistance and its associated dominance in sunflower / G. Breccia, L. Gianotto, E. Altieri, M. Bulos, G. Nestares // Pest Management Science. – 2019. – Vol. 75, No. 4. – P. 935–941. – DOI: 10.1002/ps.5197.
33. Brown, A. P. Fatty acid biosynthesis in plants – metabolic pathways, structure and organization / A. P. Brown, A. R. Slabas, J. B. Rafferty // Advances in Photosynthesis and Respiration. – 2009. – P. 11–34. – DOI: 10.1007/978-90-481-2863-1_2.
34. Bruniard, J. M. Inheritance of imidazolinone-herbicide resistance in sunflower / J. M. Bruniard, J. F. Miller // Helia. – 2001. – Vol. 24, No. 35. – P. 11–16. – DOI: 10.1515/helia.2001.24.35.11.
35. Cabrera, G. O. Macauba (*Acrocomia aculeata*): Biology, oil processing, and technological potential / G. O. Cabrera, L. M. Grimaldi, R. Grimaldi, A. P. B. Ribeiro // Oilseed Crops – Uses, Biology and Production. – London : IntechOpen, 2023. – DOI: 10.5772/intechopen.105540.
36. Cánepa, M. Planting date, between-row distance and population effect on grain yield and oil, stearic and oleic oilseed content on a high stearic-high oleic sunflower hybrid / M. Cánepa, V. Paccapelo, M. Grondona, M. E. Bazzalo, R. Reid // Proceedings of the 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata, Argentina. – 2012. – P. 180.
37. Cantisán, S. Enzymatic studies of high stearic acid sunflower seed mutants / S. Cantisán, E. Martínez-Force, R. Garcés // Plant Physiology and Biochemistry. – 2000. – Vol. 38. – P. 377–382.
38. Canvin, D. The effect of temperature on the oil content and fatty acid composition of the oils from several seed crops / D. Canvin // Canadian Journal of Botany. – 1965. – Vol. 43. – P. 63–69.

39. Carvalho, C. G. Fatty acid profile of sunflower achene oil from the Brazilian semi-arid region / C. G. Carvalho, A. Caldeira, L. M. Carvalho, H. D. Carvalho, J. L. Ribeiro, J. M. Mandarino, J. C. Resende, A. R. Santos, M. R. Silva, N. H. Arriel // *Journal of Agricultural Science*. – 2018. – Vol. 10. – P. 144. – DOI: 10.5539/jas.v10n10p144.
40. Castaño, F. The genetics of resistance in sunflower capitula to *Sclerotinia sclerotiorum* measured by mycelium infections combined with ascospore tests / F. Castaño, F. Vear, D. Tourvieille de Labrouhe // *Euphytica*. – 2001. – Vol. 122. – P. 373–380. – DOI: 10.1023/A:1012970101508.
41. Champolivier, L. Evolution de la teneur en huile et de sa composition en acides gras chez deux variétés de tournesol (oléique ou non) sous l'effet de températures différentes pendant la maturation des graines / L. Champolivier, A. Merrien // *OCL – Oleagineux, Corps Gras, Lipides*. – 1996. – Vol. 3. – P. 140–144.
42. Chate, M. R. Kokum (*Garcinia indica*) Fruit: A Review / M. R. Chate, S. B. Kakade, V. S. Neeha // *Asian Journal of Dairy and Food Research*. – 2019. – Vol. 38, No. 4. – P. 329–332. – DOI: 10.18805/ajdfr.DR-1493.
43. Chawla, S. Red palm oil – health benefits and their molecular executors / S. Chawla, S. Saxena // *International Journal of Bioassays*. – 2013. – Vol. 2. – P. 1223–1231.
44. Coimbra, M. C. Characterization of the pulp and kernel oils from *Syagrus oleracea*, *Syagrus romanzoffiana*, and *Acrocomia aculeata* / M. C. Coimbra, N. Jorge // *Journal of Food Science*. – 2011. – Vol. 76, No. 8. – P. C1156–C1161. – DOI: 10.1111/j.1750-3841.2011.02358.x.
45. Colombo, C. A. Macauba: a promising tropical palm for the production of vegetable oil / C. A. Colombo, L. H. C. Berton, B. G. Diaz, R. A. Ferrari // *OCL*. – 2018. – Vol. 25, No. 1. – P. D108. – DOI: 10.1051/ocl/2017038.
46. Connor, D. J. Sunflower physiology / D. J. Connor, A. J. Hall // *Agronomy Monograph*. – 1997. – DOI: 10.2134/agronmonogr35.c4.

47. Cornelius, J. A. Palm oil and palm kernel oil / J. A. Cornelius // Progress in the Chemistry of Fats and Other Lipids. – 1977. – Vol. 15, No. 1. – P. 5–27. – DOI: 10.1016/0079-6832(77)90005-2.
48. Cottrell, R. C. Nutritional aspects of palm oil / R. C. Cottrell // American Journal of Clinical Nutrition. – 1991. – Vol. 53. – P. 989S–1009S.
49. Cucci, G. Effects of saline and sodic stress on yield and fatty acid profile in sunflower seeds / G. Cucci, T. Rotunno, A. De Caro, G. Lacolla, R. Di Caterina, E. Tarantino // Italian Journal of Agronomy. – 2007. – Vol. 1. – P. 13–21. – DOI: 10.4081/ija.2007.13.
50. Cvejić, S. An EMS mutation altering oil quality in sunflower inbred line / S. Cvejić, S. Jocić, A. Radanović, I. Imerovski, D. Miladinović, M. Jocković, V. Miklič // Proceedings of the 19th International Sunflower Conference, Edirne, Turkey. – 2016. – P. 414–421.
51. Cvejić, S. Climate-responsive approaches for building durable resistance of sunflower to broomrape in evolving environmental conditions / S. Cvejić, S. Jocić, M. Jocković, B. Dedić, A. Radanović, N. Ćuk, V. Miklič, D. Miladinović // Proceedings of the 5th International Symposium on Broomrape in Sunflower, Antalya, Turkey, 1–3 November 2023. – P. 33–34.
52. Cvejić, S. Genetic and genomic tools in sunflower breeding for broomrape resistance / S. Cvejić, A. Radanović, B. Dedić, M. Jocković, S. Jocić, D. Miladinović // Genes. – 2020. – Vol. 11, No. 2. – Art. № 152. – DOI: 10.3390/genes11020152.
53. Dar, A. A. The *FAD2* gene in plants: Occurrence, regulation, and role / A. A. Dar, A. R. Choudhury, P. K. Kancharla, N. Arumugam // Frontiers in Plant Science. – 2017. – Vol. 8. – DOI: 10.3389/fpls.2017.01789.
54. Deffense, E. Fractionation of palm oil / E. Deffense // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 1985. – Vol. 62, No. 2. – P. 376–385. – DOI: 10.1007/bf02541408.
55. Deforestation, forest degradation, biodiversity loss and CO₂ emissions in Riau, Sumatra, Indonesia: report / WWF, Remote Sensing Solutions, Hokkaido

University. – 2008. – URL: http://assets.panda.org/downloads/riau_co2_report__wwf_id_27feb08_en_lr_.pdf (дата обращения: 10.03.2025). – Текст : электронный.

56. Degener, J. Inheritance of resistance to Phomopsis in sunflower: Study of leaf and stem resistance after artificial and natural infection / J. Degener, A. E. Melchinger, V. Hahn // *Helia*. – 1999. – Vol. 22, No. 31. – P. 105–116.

57. Dehmer, K. J. Development of molecular markers for high oleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / K. J. Dehmer, W. Friedt // *Industrial Crops and Products*. – 1998. – Vol. 7. – P. 311–315. – DOI: 10.1016/S0926-6690(97)00063-0.

58. Delavault, P. Knowing the parasite: Biology and genetics of *Orobanche* / P. Delavault // *Helia*. – 2015. – Vol. 38, No. 62. – P. 15–29.

59. Demurin, Y. A screening for suppressor genotypes on a high oleic mutation in sunflower / Y. Demurin, S. Efimenko, O. Borisenko // *Proceedings of the 16th International Sunflower Conference, Fargo, ND, USA, 29 August–2 September 2004*. – Vol. 2. – P. 779–782.

60. Demurin, Y. Homo- and heterozygous longitudinal gradient of oleic acid content in sunflower seeds / Y. Demurin, O. Borisenko, N. Bochkarov // *Proceedings of the 17th International Sunflower Conference, Córdoba, Spain, 8–12 June 2008*. – Vol. 2. – P. 535–538.

61. Demurin, Y. Inheritance of increased oleic acid content in sunflower seed oil / Y. Demurin, D. Škorić, I. Veresbaranji, S. Jocić // *Helia*. – 2000. – Vol. 23, No. 32. – P. 87–92.

62. Demurin, Y. Unstable expression of *Ol* gene for high oleic acid content in sunflower seeds / Y. Demurin, D. Škorić // *Proceedings of the 14th International Sunflower Conference, Beijing/Shenyang, China, 12–20 June 1996*. – P. 145–150.

63. Demurin, Y. Up-to-date results on biochemical genetics of sunflower in VNIIMK / Y. Demurin // *Helia*. – 2003. – Vol. 26. – P. 137–142.

64. Demurin, Ya. N. Genetic collection of oleic acid content in sunflower seed oil / Ya. N. Demurin, O. Borisenko // *Helia*. – 2014. – Vol. 34. – P. 69–74. – DOI: 10.2298/HEL1155069D.
65. Dijkstra, A. J. Lauric oils / A. J. Dijkstra // *Encyclopedia of Food and Health* / Ed. B. Caballero, P. M. Finglas, F. Toldrá. – Academic Press, 2016. – P. 517–522. – DOI: 10.1016/B978-0-12-384947-2.00513-4.
66. Dimitrijevic, A. Oleic acid variation and marker-assisted detection of Pervenets mutation in high- and low-oleic sunflower cross / A. Dimitrijevic, I. Imerovski, D. Miladinovic, S. Cvejic, S. Jovic, T. Zeremski et al. // *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. – 2017. – Vol. 17, No. 3. – P. 229–235. – DOI: 10.1590/1984-70332017v17n3a36.
67. Dimitrijevic, A. Sunflower hybrid breeding: From markers to genomic selection / A. Dimitrijevic, R. Horn // *Frontiers in Plant Science*. – 2018. – Vol. 8. – DOI: 10.3389/fpls.2017.02238.
68. DiVincenzo, D. Regional variation in shea butter lipid and triterpene composition in four African countries / D. DiVincenzo, S. Maranz, A. Serraiocco, R. Vito, Z. Wiesman, G. Bianchi // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2005. – Vol. 53. – P. 7473–7479.
69. Downey, R. K. Methods of breeding for oil quality in rape / R. K. Downey, B. L. Harvey // *Canadian Journal of Plant Science*. – 1963. – Vol. 43. – P. 271–275.
70. Duca, M. Influence of environmental conditions on the virulence and distribution of *Orobanche cumana* Wallr. in the Republic of Moldova / M. Duca, S. Clapco, M. Nedelcov, L. Dencicov // *OCL*. – 2019. – Vol. 26, No. 3. – 10 p. – DOI: 10.1051/ocl/2018049.
71. Dudhe, M. Four decades of sunflower genetic resources activities in India / M. Dudhe, M. Sujatha // *Proceedings of the 19th International Sunflower Conference, Edirne, Turkey*. – Paris : International Sunflower Association, 2016.
72. Duriez, P. A receptor-like kinase enhances sunflower resistance to *Orobanche cumana* / P. Duriez, S. Vautrin, M. C. Auriac, J. Bazerque, M. C.

Boniface, C. Callot et al. // *Nature Plants*. – 2019. – Vol. 5, No. 12. – P. 1211–1215. – DOI: 10.1038/s41477-019-0556-z.

73. Durruty, I. Kinetic modeling of sunflower grain filling and fatty acid biosynthesis / I. Durruty, L. A. N. Aguirrezábal, M. M. Echarte // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – DOI: 10.3389/fpls.2016.00586.

74. Dvoredkin, N. I. Main results in sunflower research in the U.S.S.R. / N. I. Dvoredkin // *Proceedings of the 6th ISC, Bucharest, Romania*. – 1974. – Vol. 1. – P. 37–42.

75. Ebong, P. E. Influence of palm oil (*Elaeis guineensis*) on health / P. E. Ebong, D. U. Owu, E. U. Isong // *Plant Foods for Human Nutrition*. – 1999. – Vol. 53, No. 3. – P. 209–222. – DOI: 10.1023/a:1008089715153. – PMID: 10517280.

76. Echarte, M. M. Assessment of the critical period for the effect of intercepted solar radiation on sunflower oil fatty acid composition / M. M. Echarte, L. A. Puntel, L. A. N. Aguirrezábal // *Field Crops Research*. – 2013. – Vol. 149. – P. 213–222. – DOI: 10.1016/j.fcr.2013.05.007.

77. Echarte, M. M. Night temperature and intercepted solar radiation additively contribute to oleic acid percentage in sunflower oil / M. M. Echarte, P. Angeloni, F. Jaimes, J. Tognetti, N. G. Izquierdo, O. Valentinuz // *Field Crops Research*. – 2010. – Vol. 119. – P. 27–35.

78. Echarte, M. M. Post-flowering assimilate availability regulates oil fatty acid composition in sunflower grains / M. M. Echarte, I. Alberdi, L. A. N. Aguirrezábal // *Crop Science*. – 2012. – Vol. 52, No. 2. – P. 818–829.

79. Edem, D. O. Palm oil: Biochemical, physiological, nutritional, hematological, and toxicological aspects: A review / D. O. Edem // *Plant Foods for Human Nutrition*. – 2002. – Vol. 57, No. 3–4. – P. 319–341. – DOI: 10.1023/a:1021828132707.

80. Eyres, L. Coconut oil consumption and cardiovascular risk factors in humans / L. Eyres, M. F. Eyres, A. Chisholm, R. C. Brown // *Nutrition Reviews*. – 2016. – Vol. 74, No. 4. – P. 267–280. – DOI: 10.1093/nutrit/nuw002.

81. FAO. Minor Oil Crops / FAO Agricultural Services Bulletin No. 94. – 1992. – URL: <https://www.fao.org/4/x5043e/x5043E00.htm#Contents> (дата обращения: 10.03.2025).
82. Farooq, M. S. U. Genotype $\times$ environment interaction and stability of high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids across temperature regimes / M. S. U. Farooq, M. S. Uma, S. D. Nehru, V. V. Kulkarni, B. N. H. Babu, C. P. Manjula // Indian Journal of Genetics and Plant Breeding. – 2023. – Vol. 83, No. 4. – P. 546–554. – DOI: 10.31742/ISGPB.83.4.11.
83. Fattore, E. Palm oil and blood lipid-related markers of cardiovascular disease: a systematic review and meta-analysis of dietary intervention trials / E. Fattore, C. Bosetti, F. Brighenti, C. Agostoni, G. Fattore // The American Journal of Clinical Nutrition. – 2014. – Vol. 99, No. 6. – P. 1331–1350. – DOI: 10.3945/ajcn.113.081190.
84. Ferfuia, C. Maternal effect on seed fatty acid composition in a reciprocal cross of high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) / C. Ferfuia, G. Vannozzi // Euphytica. – 2015. – Vol. 205. – P. 325–336. – DOI: 10.1007/s10681-015-1378-3.
85. Ferfuia, C. Variability of seed fatty acid composition to growing degree-days in high oleic acid sunflower genotypes / C. Ferfuia, M. Turi, G. P. Vannozzi // Helia. – 2015. – Vol. 38, No. 62. – P. 61–78. – DOI: 10.1515/helia-2014-0022.
86. Fernández-Aparicio, M. Genetic and physiological characterization of sunflower resistance provided by the wild-derived *OrDeb2* gene against highly virulent races of *Orobanche cumana* Wallr. / M. Fernández-Aparicio, L. Del Moral, S. Muños, L. Velasco, B. Pérez-Vich // Theoretical and Applied Genetics. – 2022. – Vol. 135. – P. 501–525. – DOI: 10.1007/s00122-021-03979-9.
87. Fernandez-Martinez, J. M. Genetic analysis of the high oleic acid content in cultivated sunflower (*Helianthus annuus* L.) / J. M. Fernandez-Martinez, A. Jimenez, J. Dominguez // Euphytica. – 1989. – Vol. 41. – P. 39–51.

88. Fernández-Martínez, J. M. Sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) / J. M. Fernández-Martínez, B. Pérez-Vich, L. Velasco // Sunflower / Ed. AOCS Press. – Urbana, IL : AOCS Press, 2015. – P. 129–155.
89. Fernández-Martínez, J. M. Sunflower mutant containing high levels of palmitic acid in high oleic background / J. M. Fernández-Martínez, M. Mancha, J. Osorio et al. // Euphytica. – 1997. – Vol. 97. – P. 113–116. – DOI: 10.1023/A:1003045726610.
90. Fernández-Martínez, J. Registration of four sunflower germplasms resistant to race F of broomrape / J. Fernández-Martínez, B. Pérez-Vich, B. Akhtouch, L. Velasco, J. Muñoz-Ruz, J. M. Melero-Vara, J. Domínguez // Crop Science. – 2004. – Vol. 44. – P. 1033–1034. – DOI: 10.2135/cropsci2004.1033.
91. Fernandez-Martinez, J. Temperature effect on the oleic and linoleic acid of three genotypes in sunflower / J. Fernandez-Martinez, J. Munoz, A. Jimenez-Ramirez, J. Dominguez-Jimenez, A. Alcantara // Grasas y Aceites. – 1986. – Vol. 37. – P. 327–333.
92. Fernandez-Melero, B. A novel sunflower broomrape race with unusual virulence potentially caused by a mutation / B. Fernandez-Melero, A. Martin-Sanz, L. del Moral, B. Perez-Vich, L. Velasco // Frontiers in Plant Science. – 2023. – Vol. 14. – Art. № 1236511. – DOI: 10.3389/fpls.2023.1236511.
93. Fernández-Melero, B. Development and characterization of a new sunflower source of resistance to race G of *Orobanche cumana* Wallr. derived from *Helianthus anomalus* / B. Fernández-Melero, L. Del Moral, M. Todesco, L. H. Rieseberg, G. L. Owens, S. Carrère et al. // Theoretical and Applied Genetics. – 2 Desktop 2024. – Vol. 137, No. 3. – Art. № 56. – DOI: 10.1007/s00122-024-04558-4.
94. Fernández-Moya, V. Lipid Characterization of a High-Stearic Sunflower Mutant Displaying a Seed Stearic Acid Gradient / V. Fernández-Moya, E. Martínez-Force, R. García // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2006. – Vol. 54, No. 10. – P. 3612–3616. – DOI: 10.1021/jf052501f.
95. Fernández-Moya, V. Oils from improved high stearic acid sunflower seeds / V. Fernández-Moya, E. Martínez-Force, R. Garcés // Journal of Agricultural

and Food Chemistry. – 2005. – Vol. 53, No. 13. – P. 5326–5330. – DOI: 10.1021/jf0503412.

96. Fernández-Moya, V. Temperature effect on a high stearic acid sunflower mutant / V. Fernández-Moya, E. Martínez-Force, R. Garcés // *Phytochemistry*. – 2002. – Vol. 59, No. 1. – P. 33–37. – DOI: 10.1016/S0031-9422(01)00406-X.

97. Fernández-Moya, V. Temperature-related non-homogeneous fatty acid desaturation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seeds / V. Fernández-Moya, E. Martínez-Force, R. Garcés // *Planta*. – 2003. – Vol. 216, No. 5. – P. 834–840. – DOI: 10.1007/s00425-002-0936-9.

98. Fick, G. N. Breeding and genetics / G. N. Fick // *Sunflower science and technology* / Ed. J. F. Carter. – Madison, WI: American Society of Agronomy, 1978. – P. 279–338.

99. Fick, G. N. Genetics of floral color and morphology in sunflowers / G. N. Fick // *Journal of Heredity*. – 1976. – Vol. 67, No. 4. – P. 227–230. – DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a108715.

100. Fick, G. N. Inheritance of high oleic acid in sunflower / G. N. Fick // *Proceedings of the 6th Sunflower Research Conference*. – 1984. – P. 9.

101. Flagella, Z. Changes in seed yield and oil fatty acid composition of high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrids in relation to the sowing date and the water regime / Z. Flagella, T. Rotunno, E. Tarantino, R. Di Caterina, A. De Caro // *European Journal of Agronomy*. – 2002. – Vol. 17, No. 3. – P. 221–230. – DOI: 10.1016/S1161-0301(02)00012-6.

102. Flagella, Z. Effect of saline water on oil yield and quality of a high oleic sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrid / Z. Flagella, M. M. Giuliani, T. Rotunno, R. Di Caterina, A. De Caro // *European Journal of Agronomy*. – 2004. – Vol. 21, No. 2. – P. 267–272. – DOI: 10.1016/j.eja.2003.09.001.

103. Flagella, Z. Effect of supplementary irrigation on seed yield and oil quality of sunflower (*Helianthus annuus* L.) grown in a sub-arid environment / Z. Flagella, T. Rotunno, R. Di Caterina, G. De Simone, A. De Caro // *Proceedings of*

the 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. – 2000. – P. 139–144.

104. Food fats and oils. – 9th ed. – New York, 2006. – 37 p.

105. Gao, W. Plant genetic resources conservation and use in China / W. Gao, V. R. Rao, M. Zhou // Proceedings of the National Workshop on Conservation and Utilization of Plant Genetic Resources, Beijing, China, 25–27 October 2001. – 2001. – P. 157–163.

106. Garcés, R. Alternatives to tropical fats based on high-stearic sunflower oils / R. Garcés, E. Martínez-Force, J. J. Salas, M. A. Bootello // Lipid Technology. – 2012. – Vol. 24, No. 3. – P. 63–65. – DOI: 10.1002/lite.201200182.

107. Garces, R. Biochemical control of high palmitic acid biosynthesis / R. Garces, R. Alvarez-Ortega, S. Cantisan, E. Martinez-Force // Proceedings of the 15th International Sunflower Conference. – Vol. 1. – Toulouse, France: International Sunflower Association, 2000. – P. A7–A12.

108. Garcés, R. Current advances in sunflower oil and its applications / R. Garcés, E. Martínez-Force, J. J. Salas, M. Venegas-Calcrón // Lipid Technology. – 2009. – Vol. 21, No. 4. – P. 79–82. – DOI: 10.1002/lite.200900016.

109. Garcés, R. Lipid characterization in seeds of a high oleic acid sunflower mutant / R. Garcés, J. M. García, M. Mancha // Phytochemistry. – 1989. – Vol. 28, No. 10. – P. 2597–2600. – DOI: 10.1016/S0031-9422(00)98047-6.

110. Gavrilova, V. A. Sunflower genetic collection at the Vavilov Institute of Plant Industry / V. A. Gavrilova, V. T. Rozhkova, I. N. Anisimova // Helia. – 2014. – Vol. 37. – P. 1–16.

111. Genome assembly HanXRQr2.0-SUNRISE (*Helianthus annuus*) [Электронный ресурс] // NCBI Datasets. – URL: https://www.ncbi.nlm.nih.gov/datasets/genome/GCF_002127325.2/ (дата обращения: 10.03.2025). – Идентификатор: GCF_002127325.2.

112. Gervajio, G. C. Fatty Acids and Derivatives from Coconut Oil / G. C. Gervajio, T. S. Withana-Gamage, M. Sivakumar // Bailey's Industrial Oil and Fat Products. – 2020. – P. 1–45. – DOI: 10.1002/047167849x.bio039.pub2.

113. Ghaffari, M. Genetic analysis of sunflower fatty acids under optimum and water stressed conditions / M. Ghaffari, F. Shariati // *Helia*. – 2023. – Vol. 46, No. 78. – P. 123–142. – DOI: 10.1515/helia-2023-0006.

114. Gong, L. Molecular tagging of a novel rust resistance gene R12 in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / L. Gong, B. S. Hulke, T. J. Gulya, S. G. Markell, L. L. Qi // *Theoretical and Applied Genetics*. – 2012. – Vol. 126, No. 1. – P. 93–99. – DOI: 10.1007/s00122-012-1962-z.

115. Goryunova, S. V. Genetic and Phenotypic Diversity of the Sunflower Collection of the Pustovoit All-Russia Research Institute of Oil Crops (VNIIMK) / S. V. Goryunova, D. V. Goryunov, A. I. Chernova, E. U. Martynova, A. E. Dmitriev, S. V. Boldyrev, A. F. Ayupova, P. V. Mazin, E. A. Gurchenko, A. S. Pavlova, D. A. Petrova, Y. V. Chebanova, L. A. Gorlova, S. V. Garkusha, Z. M. Mukhina, E. G. Savenko, Y. N. Demurin // *Helia*. – 2019. – Vol. 42, No. 70. – P. 45–60. – DOI: 10.1515/helia-2018-0021.

116. Goyne, P. J. Environmental influence on sunflower achene growth, oil content and oil quality / P. J. Goyne, B. W. Simpson, D. R. Woodruff, J. D. Churchett // *Australian Journal of Experimental Agriculture and Animal Husbandry*. – 1979. – Vol. 19, No. 96. – P. 82–88. – DOI: 10.1071/EA9790082.

117. Grassa, C. J. The first reference genome of sunflower (*Helianthus annuus* L.): a domesticated compilospecies: дис. ... канд. наук / C. J. Grassa ; University of British Columbia. 2015. – Режим доступа: <https://open.library.ubc.ca/collections/ubctheses/24/items/1.0167171> (дата обращения: 23.03.2025).

118. Grunvald, A. K. Influence of temperature on the fatty acid composition of the oil from sunflower genotypes grown in tropical regions / A. K. Grunvald, C. G. P. Carvalho, R. S. Leite, J. M. G. Mandarino, C. A. D. Andrade, R. F. Amabile, V. D. C. Godinho // *Journal of the American Oil Chemists' Society*. – 2013. – Vol. 90. – P. 545–553. – DOI: 10.1007/s11746-012-2188-6.

119. Gubaev, R. QTL mapping of oleic acid content in modern VNIIMK sunflower (*Helianthus annuus* L.) lines by using GBS-based SNP map / R. Gubaev,

S. Boldyrev, E. Martynova, A. I. Chernova, T. Kovalenko, Y. Chebanova, T. Peretyagina, S. Goryunova, D. Goryunov, Z. Mukhina, C. Ben, L. Gentzbittel, P. Khaitovich, Y. Demurin // PLOS ONE. – 2023. – Vol. 18, No. 10. – Art. e0288772. – DOI: 10.1371/journal.pone.0288772.

120. Guchetl, S. Codominant molecular markers of mutation of high oleic acid content of oil in sunflower seeds from the collection of V. S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops / S. Guchetl, D. Savichenko, S. Ramazanova // International Scientific and Practical Conference «Current Issues of Biology, Breeding, Technology and Processing of Agricultural Crops» (CIBTA2022): Conference Proceedings (To the 110th anniversary of V. S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops). – United States, 2023. – Vol. 2777. – P. 020011-1–020011-5.

121. Guchetl, S. Sunflower resistance to race G of broomrape (*Orobancha cumana* Wallr.) in the Russian Federation: the development of the lines and the study of inheritance / S. Guchetl, T. Antonova, N. Araslanova, T. Tchelyustnikova // Helia. – 2019. – Vol. 42, No. 71. – P. 161–171. – DOI: 10.1515/helia-2019-0003.

122. Gunstone, F. D. The Lipid Handbook / F. D. Gunstone, J. Harwood, F. B. Padley. – London: Chapman and Hall, 1986. – 571 p.

123. Guo, S. Transcriptome analysis reveals the potential molecular mechanism involved in fatty acids biosynthesis of Sunflower / S. Guo, Y. Zhang, Y. Shao et al. – 2024. – Preprint (Version 1). – DOI: 10.21203/rs.3.rs-4974760/v1.

124. Harada, W. S. Inheritance of trichome characteristics in sunflower, *Helianthus* spp. / W. S. Harada, J. F. Miller // Proceedings of the 10th International Sunflower Conference. – Surfers Paradise, Australia, 14–18 March 1982. – Toowoomba : International Sunflower Association, 1982. – P. 233–235.

125. Harris, H. C. Influence of temperature on oil content and composition of sunflower seed / H. C. Harris, J. R. McWilliam, W. K. Mason // Australian Journal of Agricultural Research. – 1978. – Vol. 29. – P. 1203–1212.

126. Harry, T. Pollen wall and aperture development in *Helianthus annuus* (Compositae: Heliantheae) / T. Harry, J. R. Horner, B. P. Christine // American Journal of Botany. – 1978. – Vol. 65. – P. 293–309.
127. Harwood, J. L. Fatty acid metabolism / J. L. Harwood // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 1988. – Vol. 39. – P. 101–138. – DOI: 10.1146/annurev.pp.39.060188.000533.
128. He, M. Plant Unsaturated Fatty Acids: Biosynthesis and Regulation / M. He, C.-X. Qin, X. Wang, N.-Z. Ding // Frontiers in Plant Science. – 2020. – Vol. 11. – DOI: 10.3389/fpls.2020.00390.
129. Heiser, C. B. Taxonomy of *Helianthus* and origin of domesticated sunflower / C. B. Heiser // Sunflower Science and Technology / ed. J. F. Carter. – 1978. – P. 31–53.
130. Heiser, C. B. The North American sunflowers (*Helianthus*) / C. B. Heiser, D. M. Smith, S. B. Clevenger, W. C. Martin // Memoirs of the Torrey Botanical Club. – 1969. – Vol. 22, No. 3. – P. 1–218.
131. Henrietta, H. M. Coconut Tree (*Cocos nucifera*) Products: A Review of Global Cultivation and its Benefits / H. M. Henrietta, K. Kalaiyarasi, A. S. Raj // Journal of Sustainability and Environmental Management. – 2022. – Vol. 1, No. 2. – P. 257–264.
132. Hladni, N. Comparison of methods for the estimation of best parent heterosis among lines developed from interspecific sunflower germplasm / N. Hladni, M. Zorić, S. Terzić, N. Ćurčić, Z. Šatović, D. Perović, D. Panković // Euphytica. – 2018. – Vol. 214. – P. 1–19.
133. Hladni, N. Line X tester analysis for yield components in sunflower and their correlations with seed yield (*Helianthus annuus* L.) / N. Hladni, D. Škorić, M. Kraljević-Balalić, S. Jocić, N. Dušanić // Genetika. – 2011. – Vol. 43, No. 2. – P. 297–306. – DOI: 10.2298/GENSR1102297H.
134. Honfo, F. G. Nutritional composition of shea products and chemical properties of shea butter: a review / F. G. Honfo, N. Akissoe, A. R. Linnemann, M.

Soumanou, M. A. Van Boekel // Critical Reviews in Food Science and Nutrition. – 2014. – Vol. 54, No. 5. – P. 673–686. – DOI: 10.1080/10408398.2011.604142.

135. Hongtrakul, V. A seed specific D12 oleate desaturase gene is duplicated, rearranged, and weakly expressed in high oleic acid sunflower lines / V. Hongtrakul, M. B. Slabaugh, S. J. Knapp // Crop Science. – 1998. – Vol. 38. – P. 1245–1249.

136. Hristova, A. A study fatty acid composition and protein content in the seeds of *Helianthus annuus*, *Helianthus scaberrimus* and their F₁ hybrids / A. Hristova, Y. Georgieva-Todorova // Comptes Rendus de l'Académie Agricole de Bulgarie (C.R. Acad. Agric.). – Sofia, Bulgaria, 1975. – Vol. 8. – P. 55–58.

137. Hu, J. Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower / J. Hu, G. J. Seiler, C. Kole. – 2010.

138. Hunter, J. E. Cardiovascular disease risk of dietary stearic acid compared with trans, other saturated, and unsaturated fatty acids: a systematic review / J. E. Hunter, J. Zhang, P. M. Kris-Etherton // The American Journal of Clinical Nutrition. – 2010. – Vol. 91, No. 1. – P. 46–63. – DOI: 10.3945/ajcn.2009.27661.

139. Ibrahim, N. A. Characteristics of malaysia palm kernel and its products / N. A. Ibrahim // Journal of Oil Palm Research. – 2013. – Vol. 25, No. 2. – P. 243–252.

140. Imerovski, I. BSA-seq mapping reveals major QTL for broomrape resistance in four sunflower lines / I. Imerovski, B. Dedić, S. Cvejić, D. Miladinović, S. Jocić, G. L. Owens, N. K. Tubić, L. H. Rieseberg // Molecular Breeding. – 2019. – Vol. 39. – Art. 41. – DOI: 10.1007/s11032-019-0948-9.

141. Imerovski, I. Mapping of a new gene for resistance to broomrape races higher than F / I. Imerovski, A. Dimitrijević, D. Miladinović et al. // Euphytica. – 2016. – Vol. 209. – P. 281–289. – DOI: 10.1007/s10681-015-1597-7.

142. Ivanov, P. Biochemical characteristics of several sunflower mutants / P. Ivanov, I. Ivanov // 30th Anniversary of the Institute «Dobroudja». – Sofia, Bulgaria, 1992. – P. 98–102.

143. Ivanov, P. Sunflower breeding for high palmitic acid content in the oil / P. Ivanov, D. Petakov, V. Nikolova, E. Pentchev // Proceedings of the 12th International Sunflower Conference. – Novi Sad, Yugoslavia, 1988. – P. 463–465.
144. Izquierdo, N. G. Genetic variability in the response of fatty acid composition to minimum night temperature during grain filling in sunflower / N. G. Izquierdo, L. A. N. Aguirrezabal // Field Crops Research. – 2008. – Vol. 106. – P. 116–125. – DOI: 10.1016/j.fcr.2007.10.016.
145. Izquierdo, N. G. Intercepted solar radiation affects oil fatty acid composition in crop species / N. G. Izquierdo, L. A. N. Aguirrezabal, F. H. Andrade, C. Geroudet, O. Valentinuz, M. Pereyra Iraola // Field Crops Research. – 2009. – Vol. 114. – P. 66–74. – DOI: 10.1016/j.fcr.2009.07.007.
146. Izquierdo, N. G. Modeling the Response of Fatty Acid Composition to Temperature in a Traditional Sunflower Hybrid / N. G. Izquierdo, L. A. N. Aguirrezabal, F. H. Andrade, M. G. Cantarero // Agronomy Journal. – 2006. – Vol. 98, No. 3. – P. 451. – DOI: 10.2134/agronj2005.0083.
147. Izquierdo, N. G. Night temperature affects fatty acid composition in sunflower oil depending on the hybrid and the phenological stage / N. G. Izquierdo, L. A. N. Aguirrezabal, F. H. Andrade, V. Pereyra // Field Crops Research. – 2002. – Vol. 77. – P. 115–126.
148. Jackson, F. L. The fatty acids and glycerides of babassu oil / F. L. Jackson, H. E. Longenecker // Oil & Soap. – 1944. – Vol. 21, No. 3. – P. 73–75. – DOI: 10.1007/bf02568011.
149. Jan, C. C. Sunflower / C. C. Jan, G. Seiler // Oilseed Crops: Genetic Resources, Chromosome Engineering, and Crop Improvement. – 2007. – Vol. 4. – P. 103–165.
150. Jeliaskov, V. Oil Content and Saturated Fatty Acids in Sunflower as a Function of Planting Date, Nitrogen Rate, and Hybrid / V. Jeliaskov, B. Vick, B. Baldwin, N. Buehring, T. Astatkie, B. Johnson // Agronomy Journal. – 2009. – Vol. 101. – P. 1003–1011. – DOI: 10.2134/agronj2009.0011.

151. Jocić, S. Breeding and genetics of sunflower / S. Jocić, D. Miladinovic, Y. Kaya // Sunflower: Chemistry, Production, Processing, and Utilization / eds E. Martinez-Force, N. T. Dunford, J. J. Salas. – Urbana, IL : AOCS, 2015. – P. 1–26. – DOI: 10.2298/HEL0644033J.
152. Jocić, S. Development of inbred lines of sunflower with various oil quality / S. Jocić, D. Škorić, N. Lečić, I. Molnar // 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. – 2000. – P. 43–48.
153. Jocić, S. New sunflower hybrids tolerant of tribenuron-methyl / S. Jocić, V. Miklič, G. Malidža, N. Hladni, S. Gvozdenović // Proceedings of the 17th International Sunflower Conference, Cordoba, Spain, 8–12 June 2008. – Vol. 2. – P. 505–508. – Paris : International Sunflower Association.
154. Joksimović, J. Genetic control of oleic and linoleic acid contents in sunflower / J. Joksimović, J. Atlagić, R. Marinković, D. Jovanovic // Helia. – 2006. – Vol. 29. – P. 33–40. – DOI: 10.2298/HEL0644033J.
155. Jones, L. H. Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) / L. H. Jones, W. A. Hughes // Biotechnology in Agriculture and Forestry. – 1989. – P. 176–202. – DOI: 10.1007/978-3-642-61535-1_10.
156. Kabbaj, A. Expression d'une stéarate et d'une oléate désaturases chez le tournesol normal et à haute teneur en acide oléique, clonage de fragments génomiques et variabilité chez quelques *Helianthus* / A. Kabbaj, V. Vervoort, A. G. Abbot, M. Tersac, A. Bervillé // Oléagineux, Corps Gras, Lipides. – 1996. – Vol. 3, No. 6. – P. 452–458.
157. Kaundun, S. S. First case of evolved herbicide resistance in the holoparasite sunflower broomrape, *Orobancha cumana* Wallr. / S. S. Kaundun, A. Martin-Sanz, M. Rodríguez, T. Serbanoiu, J. Moreno, E. Mcindoe, G. Le Goupil // Frontiers in Plant Science. – 2024. – Vol. 15. – Art. 1420009. – URL: (дата обращения: не указана).
158. Kaya, Y. Current situation of sunflower broom rape around the world // Proceedings of the 3rd International Symposium on Broomrape (*Orobancha* spp.) in Sunflower, Cordoba, Spain, 3–6 June 2014. – P. 9–18.

159. Kaya, Y. V. The situation and future directions of sunflower production in black sea region / Y. V. Kaya, G. Kaya, I. Evci, M. Şahin, K. Ustun Kaya // Proceedings of the 17th International Sunflower Conference. – 2008. – Vol. II. – P. 785–790.
160. Khathoon, S. Effect of zinc sources and levels on fatty acid composition of sunflower (*Helianthus annuus* L.) hybrid in Alfisol / S. Khathoon, T. Anjaiah, I. Y. L. N. Murthy, T. P. Reddy // Research Journal of Agricultural Sciences. – 2016. – Vol. 7, No. 4/5. – P. 827–829.
161. Kinman, M. L. New developments in the USDA and state experiment station sunflower breeding programs / M. L. Kinman // Proceedings of the 4th International Sunflower Conference, Memphis, USA. – 1970. – P. 181–183.
162. Knowles, P. F. Morphology and anatomy / P. F. Knowles // Sunflower Science and Technology / ed. J. F. Carter. – Madison, WI: ASA, CSSA, and SSSA, 1978. – (Agron. Monogr. 19). – P. 55–88.
163. Konstantinov, K. Fatty acid composition of sunflower (*Helianthus annuus* L.) varieties and F1 plants / K. Konstantinov, S. Ratkovic, S. Kapor // Proceedings of the 6th International Sunflower Conference, Bucharest, Romania. – 1974. – Vol. 1. – P. 219–223.
164. Krishna, G. Coconut Oil: Chemistry, Production and Its Applications – A Review / G. Krishna, G. Raj, A. S. Bhatnagar, P. Kumar, P. Chandrashekar // Indian Coconut Journal. – 2010. – Vol. 53. – P. 15–27.
165. Lacombe, S. A dominant mutation for high oleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed oil is genetically linked to a single oleate-desaturase RFLP locus / S. Lacombe, A. Bervillé // Molecular Breeding. – 2001. – Vol. 8. – P. 129–137.
166. Lacombe, S. An insertion of oleate desaturase homologous sequence silences via siRNA the functional gene leading to high oleic acid content in sunflower seed oil / S. Lacombe, I. Souyris, A. J. Bervillé // Molecular Genetics and Genomics. – 2009. – Vol. 281. – P. 43–54. – DOI: 10.1007/s00438-008-0391-9.

167. Lacombe, S. Genetic, molecular and expression features of the Pervenets mutant leading to high oleic acid content of seed oil in sunflower / S. Lacombe, S. Leger, F. Kaan, A. Bervillé, M. Sas // OCL. – 2002. – Vol. 9. – P. 17–23. – DOI: 10.1051/ocl.2002.0017.

168. Lagravère, T. Effects of temperature variations on fatty acid composition in oleic sunflower oil (*Helianthus annuus* L.) hybrids / T. Lagravère, L. Champolivier, S. Lacombe, D. Kleiber, A. Bervillé, J. Dayde // Proceedings of the 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. – 2000. – P. 73–78.

169. Lajara, J. R. Definitive influence of location and climatic conditions on the fatty acid composition of sunflower seed oil / J. R. Lajara, U. Diaz, D. R. Quidiello // Journal of the American Oil Chemists' Society (JAOCs). – 1990. – Vol. 67, No. 10. – P. 618–623.

170. Laureles, L. R. Variability in fatty acid and triacylglycerol composition of the oil of coconut (*Cocos nucifera* L.) hybrids and their parentals / L. R. Laureles, F. M. Rodriguez, C. E. Reaño, G. A. Santos, A. C. Laurena, E. M. T. Mendoza // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2002. – Vol. 50, No. 6. – P. 1581–1586.

171. Leclercq, P. Une stérilité male cytoplasmique chez le tournesol / P. Leclercq // Annales de l'Amélioration des Plantes. – 1969. – Vol. 19, No. 2. – P. 99–106.

172. Lentz, D. Prehistoric sunflower (*Helianthus annuus* L.) domestication in Mexico / D. Lentz, M. Pohl, K. Pope, A. Wyatt // Economic Botany. – 2001. – Vol. 55, No. 3. – P. 370–376. – DOI: 10.1007/BF02866560.

173. León, A. J. Nucleotide sequences mutated by insertion that encode a truncated oleate desaturase protein, proteins, methods and uses / A. J. León, A. D. Zambelli, R. J. Reid, M. M. Morata, M. Kaspar // Patent WO 2013/004281 A1. – 2013. – Date of publication: 10 January 2013.

174. Lin, S. W. Palm Oil / S. W. Lin // Vegetable Oils in Food Technology. – 2011. – P. 25–58. – DOI: 10.1002/9781444339925.ch2.

175. Lipp, M. Composition of Genuine Cocoa Butter and Cocoa Butter Equivalents / M. Lipp, C. Simoneau, F. Ulberth, E. Anklam, C. Crews, P. Brereton, C. Wiedmaier // *Journal of Food Composition and Analysis*. – 2001. – Vol. 14, No. 4. – P. 399–408. – DOI: 10.1006/jfca.2000.0984.

176. Lipp, M. Review of cocoa butter and alternative fats for use in chocolate – Part A. Compositional data / M. Lipp, E. Adam // *Food Chemistry*. – 1998. – Vol. 62, No. 1. – P. 73–97.

177. Loke, Y. H. Cocoa Butter: Evolution from Natural Food Ingredient to Pharmaceutical Excipient and Drug Delivery System / Y. H. Loke, H. C. Phang, N. Mohamad, P. E. Kee, Y. L. Chew, S. K. Lee, C. F. Goh, C. I. Yeo, K. B. Liew // *Planta Medica*. – 2024. – Vol. 90, No. 11. – P. 824–833. – DOI: 10.1055/a-2359-8097.

178. Louarn, J. Sunflower resistance to broomrape (*Orobanche cumana*) is controlled by specific QTLs for different parasitism stages / J. Louarn, M. C. Boniface, N. Pouilly, L. Velasco, B. Pérez-Vich, P. Vincourt, S. Muños // *Frontiers in Plant Science*. – 2016. – Vol. 7. – Art. 590. – DOI: 10.3389/fpls.2016.00590.

179. Maklik, E. Race composition and phenology of sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in Ukraine / E. Maklik, V. V. Kyrychenko, M. J. Pacureanu // *Proceedings of the 4th International Symposium on Broomrape in Sunflower*, Bucharest, Romania, 2–4 July 2018. – P. 67–78.

180. Mancha, M. New sunflower mutants with altered seed fatty acid composition / M. Mancha, J. Osorio, R. Garcés, J. Ruso, J. Muñoz, J. M. Fernandez-Martinez // *Progress in Lipid Research*. – 1994. – Vol. 33, No. 1–2. – P. 147–154. – DOI: 10.1016/0163-7827(94)90017-5

181. Marinković, R. Examination of heritability of certain quantitative traits of sunflower (*H. annuus* L.) / R. Marinković, D. Škorić // *Oil Production*. – 1984. – Vol. 1. – P. 161–167.

182. Martín Sanz, A. Characterization of post haustorial resistance to sunflower broomrape / A. Martín Sanz, B. Pérez-Vich, S. Rueda, J. M. Fernández Martínez, L. Velasco // *Crop Science*. – 2020. – Vol. 60, No. 3. – P. 1188–1198. – DOI: 10.1002/csc2.20002.

183. Martínez-Force, E. Dynamic channelling during *de novo* fatty acid biosynthesis in *Helianthus annuus* seeds / E. Martínez-Force, R. Garcés // Plant Physiology and Biochemistry. – 2002. – Vol. 40. – P. 383–391. – DOI: 10.1016/S0981-9428(02)01386-4

184. Martínez-Force, E. Fatty Acid Composition in Developing High Saturated Sunflower (*Helianthus annuus*) Seeds: Maturation Changes and Temperature Effect / E. Martínez-Force, R. Álvarez-Ortega, S. Cantisán, R. Garcés // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 1998. – Vol. 46, No. 9. – P. 3577–3582. – DOI: 10.1021/jf980276e.

185. Martínez-Rivas, J. M. Spatial and temporal regulation of three different microsomal oleate desaturase genes (*FAD2*) from normal-type and high-oleic varieties of sunflower (*Helianthus annuus* L.) / J. M. Martínez-Rivas, P. Sperling, W. Luehs, E. Heinz // Molecular Breeding. – 2001. – Vol. 8. – P. 159–168.

186. Martín-Sanz, A. Increased virulence in sunflower broomrape (*Orobancha cumana* Wallr.) populations from Southern Spain is associated with greater genetic diversity / A. Martín-Sanz, J. Malek, J. M. Fernández-Martínez, B. Pérez-Vich, L. Velasco // Frontiers in Plant Science. – 2016. – Vol. 7. – Art. 589. – DOI: 10.3389/fpls.2016.00589.

187. Melo, E. First Study on the Oxidative Stability and Elemental Analysis of Babassu (*Attalea speciosa*) Edible Oil Produced in Brazil Using a Domestic Extraction Machine / E. Melo, F. Michels, D. Arakaki, N. Lima, D. Gonçalves, L. Cavaleiro, L. Oliveira, A. Caires, P. Hiane, V. Nascimento // Molecules. – 2019. – Vol. 24, No. 23. – Art. 4235. – DOI: 10.3390/molecules24234235.

188. Merrien, A. Contribution à l'étude de l'effet des températures basses sur la composition en acide gras de l'huile des akènes de tournesol (oléique et classique) / A. Merrien, P. André, K. Mohammed, J. Dechambre, V. Garnon // OCL. – 2 Newton 2005. – Vol. 12. – P. 455–458. – DOI: 10.1051/ocl.2005.0455.

189. Miller, J. F. Genetic Control of High Oleic Acid Content in Sunflower Oil / J. F. Miller, D. C. Zimmerman, B. A. Vick // Crop Science. – 1987. – Vol. 27, No. 5. – P. 923. – DOI: 10.2135/cropsci1987.0011183x002700050019x.

190. Miller, J. F. Inheritance of Reduced Stearic and Palmitic Acid Content in Sunflower Seed Oil / J. F. Miller, B. A. Vick // Crop Science. – 1999. – Vol. 39. – P. 364–367.
191. Miller, J. F. Registration of Four High Linoleic Sunflower Germplasms / J. F. Miller, B. A. Vick // Crop Science. – 2001. – Vol. 41, No. 2. – P. 602.
192. Miller, J. F. Registration of Four Mid-Range Oleic Acid Sunflower Genetic Stocks / J. F. Miller, B. A. Vick // Crop Science. – 2002. – Vol. 42, No. 3. – P. 994.
193. Miller, J. F. Registration of Imidazolinone Herbicide-Resistant Sunflower Maintainer (HA425) and Fertility Restorer (RHA426 and RHA427) Germplasms / J. F. Miller, K. Al-Khatib // Crop Science. – 2002. – Vol. 42. – P. 988–989.
194. Miller, J. F. Registration of Two Oilseed Sunflower Genetic Stocks, SURES-1 and SURES-2, Resistant to Tribenuron Herbicide / J. F. Miller, K. Al-Khatib // Crop Science. – 2004. – Vol. 44. – P. 1037–1038.
195. Miller, J. F. The Genetics of Sunflower / J. F. Miller, G. N. Fick // Sunflower Technology and Production / ed. A. A. Schneiter. – Madison, WI: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, 1997. – P. 441–496.
196. Molinero-Ruiz, L. History of the Race Structure of *Orobanche cumana* and the Breeding of Sunflower for Resistance to This Parasitic Weed: A Review / L. Molinero-Ruiz, P. Delavault, B. Pérez-Vich, M. Pacureanu-Joita, M. Bulos, E. Altieri, J. Domínguez // Spanish Journal of Agricultural Research. – 2015. – Vol. 13. – Art. e10R01. – DOI: 10.5424/sjar/2015134-8080.
197. Momeny, E. Physicochemical Properties and Antioxidant Activity of a Synthetic Cocoa Butter Equivalent Obtained through Modification of Mango Seed Oil / E. Momeny, N. Vafaei, N. Ramli // International Journal of Food Science & Technology. – 2013. – Vol. 48, No. 7. – P. 1549–1555. – DOI: 10.1111/ijfs.12125.
198. Morozov, V. K. Sunflower Breeding in the USSR / V. K. Morozov. – Moscow : Pishchepromizdat, 1947. – P. 1–274.

199. Nagao, A. Effect of Temperature during Maturation on Fatty Acid Composition of Sunflower Seed / A. Nagao, M. Yamazaki // *Agricultural and Biological Chemistry*. – 1984. – Vol. 48. – P. 553–555.

200. Naik, B. Cocoa Butter and Its Alternatives: A Review / B. Naik, V. Kumar // *Journal of Bioresource Engineering and Technology*. – 2014. – Vol. 2, No. 1. – P. 1–11.

201. Nesaretnam, K. Engkabang (Illipe) – an Excellent Component for Cocoa Butter Equivalent Fat / K. Nesaretnam, A. R. B. M. Ali // *Journal of the Science of Food and Agriculture*. – 1992. – Vol. 60, No. 1. – P. 15–20. – DOI: 10.1002/jsfa.2740600104.

202. Ng, Y. J. A Comprehensive Review on the Techniques for Coconut Oil Extraction and Its Application / Y. J. Ng, P. E. Tham, K. S. Khoo, C. K. Cheng, K. W. Chew, P. L. Show // *Bioprocess and Biosystems Engineering*. – 2021. – Vol. 44, No. 9. – P. 1807–1818. – DOI: 10.1007/s00449-021-02577-9.

203. Nozaki, V. T. Perfil Lipídico da Polpa e Amêndoa da Guarirova / V. T. Nozaki, C. L. Munhoz, R. C. A. Guimarães, P. A. Hiane, M. P. Andreu, L. H. Viana, M. L. R. Macedo // *Ciência Rural*. – 2012. – Vol. 42. – P. 1518–1523. – DOI: 10.1590/S0103-84782012000800030.

204. Oguntibeju, O. O. Red palm oil: nutritional, physiological and therapeutic roles in improving human wellbeing and quality of life / O. O. Oguntibeju, A. J. Esterhuyse, E. J. Truter // *British Journal of Biomedical Science*. – 2009. – Vol. 66, No. 4. – P. 216–222. – DOI: 10.1080/09674845.2009.11730279.

205. Onemli, F. Changes in Oil Fatty Acid Composition During Seed Development of Sunflower / F. Onemli // *Asian Journal of Plant Sciences*. – 2012. – Vol. 11. – P. 241–245. – DOI: 10.3923/ajps.2012.241.245.

206. Onemli, F. Impact of Climate Changes and Correlations on Oil Fatty Acids in Sunflower / F. Onemli // *Pakistan Journal of Agricultural Science*. – 2012. – Vol. 49. – P. 455–458.

207. Osorio, J. Mutant Sunflower with High Concentration in Saturated Fatty Acid in the Oil / J. Osorio, J. M. Fernández-Martínez, M. Mancha, R. Garces // Crop Science. – 1995. – Vol. 35. – P. 739–742.
208. Ostrowska-Ligęza, E. Comparison of Thermal Characteristics and Fatty Acids Composition in Raw and Roasted Cocoa Beans from Peru (Criollo) and Ecuador (Forastero) / E. Ostrowska-Ligęza, K. Dolatowska-Żebrowska, M. Wirkowska-Wojdyła, J. Bryś, A. Górka // Applied Sciences. – 2021. – Vol. 11, No. 6. – Art. 2698. – DOI: 10.3390/app11062698.
209. Pacureanu-Joita, M. Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.), the Most Important Parasite in Sunflower: Virulence, Race Distribution, Host Resistance / M. Pacureanu-Joita, M. Ciuca, E. Sava // Proceedings of the 18th International Sunflower Conference, Mar del Plata, Argentina. – Paris : International Sunflower Association, 2012. – P. 1052–1057.
210. Pacureanu-Joita, M. Parasite-Host Plant Interaction of *Orobanche cumana* (*Orobanche cernua*) with *Helianthus annuus* / M. Pacureanu-Joita, C. Veronesi, S. Raranciuc, D. Stanciu // Proceedings of the 16th International Sunflower Conference, Fargo, USA, 29 August–2 September 2004. – P. 171–177.
211. Pecrix, Y. Ten Broad Spectrum Resistances to Downy Mildew Physically Mapped on the Sunflower Genome / Y. Pecrix, C. Penouilh-Suzette, S. Muñoz, F. Vear, L. Godiard // Frontiers in Plant Science. – 2018. – Vol. 9. – Art. 1780. – DOI: 10.3389/fpls.2018.01780.
212. Pérez-Vich, B. Developing Mid-Stearic Acid Sunflower Lines from a High Stearic Acid Mutant / B. Pérez-Vich, J. Muñoz-Ruz, J. M. Fernández-Martínez // Crop Science. – 2004a. – Vol. 44. – P. 70–75. – DOI: 10.2135/cropsci2004.7000b.
213. Pérez-Vich, B. Epistatic Interaction among Loci Controlling the Palmitic and the Stearic Acid Levels in the Seed Oil of Sunflower / B. Pérez-Vich, R. Garcés, J. M. Fernández-Martínez // Theoretical and Applied Genetics. – 2000b. – Vol. 100. – P. 105–111. – DOI: 10.1007/s001220050015.

214. Pérez-Vich, B. Genetic Characterization of Sunflower Mutants with High Content of Saturated Fatty Acids in Seed Oil / B. Pérez-Vich, R. Graces, J. M. Fernández-Martínez // *Helia*. – 2000a. – Vol. 23, No. 33. – P. 77–84.
215. Pérez-Vich, B. Genetic Control of High Stearic Acid Content in the Seed Oil of the Sunflower Mutant CAS-3 / B. Pérez-Vich, R. Garcés, J. M. Fernández-Martínez // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1999b. – Vol. 99. – P. 663–669.
216. Pérez-Vich B. Genetic Relationships between Loci Controlling the High Stearic and the High Oleic Acid Traits in Sunflower / B. Pérez-Vich, R. Garcés, J. Fernández-Martínez // *Crop Science*. – 2000e. – Vol. 40. – P. 990–995.
217. Pérez-Vich, B. Inheritance of High Palmitic Acid Content in the Seed Oil of Sunflower Mutant CAS-5 / B. Pérez-Vich, J. Fernández, R. Garcés [et al.] // *Theoretical and Applied Genetics*. – 1999a. – Vol. 98. – P. 496–501. – DOI: 10.1007/s001220051097.
218. Pérez-Vich, B. Inheritance of High Palmitic Acid Content in the Sunflower Mutant CAS-12 and Its Relationship with High Oleic Content / B. Pérez-Vich, R. Graces, J. M. Fernández-Martínez // *Plant Breeding*. – 2002a. – Vol. 121, No. 1. – P. 49–56. – DOI: 10.1046/j.1439-0523.2002.00655.x.
219. Pérez-Vich, B. Inheritance of High Stearic Acid Content in the Sunflower Mutant CAS-14 / B. Pérez-Vich, L. Velasco, J. Muñoz-Ruz, J. M. Fernández-Martínez // *Crop Science*. – 2006. – Vol. 46. – P. 22–29. – DOI: 10.2135/cropsci2004.0723.
220. Pérez-Vich, B. Inheritance of Medium Stearic Acid Content in the Seed Oil of Sunflower Mutant CAS-4 / B. Pérez-Vich, R. Garces, J. M. Fernández-Martínez // *Crop Science*. – 2002b. – Vol. 42. – P. 1806–1811.
221. Pérez-Vich, B. Mapping Minor QTL for Increased Stearic Acid Content in Sunflower Seed Oil / B. Pérez-Vich, S. J. Knapp, A. J. Leon, J. M. Fernández-Martínez, S. T. Berry // *Molecular Breeding*. – 2004b. – Vol. 13, No. 4. – P. 313–322. – DOI: 10.1023/b:molb.0000034081.40930.60.

222. Pérez-Vich, B. Molecular Analysis of the High Stearic Acid Content in Sunflower Mutant CAS-14 / B. Pérez-Vich, A. J. Leon, M. Grondona, L. Velasco, J. M. Fernández-Martínez // Theoretical and Applied Genetics. – 2005. – Vol. 112, No. 5. – P. 867–875. – DOI: 10.1007/s00122-005-0188-8.

223. Pérez-Vich, B. Molecular Basis of the High-Palmitic Acid Trait in Sunflower Seed Oil / B. Pérez-Vich, L. del Moral, L. Velasco, B. S. Bushman, S. J. Knapp, A. Leon, S. T. Berry // Molecular Breeding. – 2016. – Vol. 36, No. 4. – Art. –. – DOI: 10.1007/s11032-016-0462-2.

224. Pérez-Vich, B. Molecular Markers Associated with Sunflower Oleic and Stearic Concentrations in a High Stearic $\times$ High Oleic Cross / B. Pérez-Vich, J. M. Fernández-Martínez, S. J. Knapp, S. T. Berry // Proceedings of the 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. – Paris: International Sunflower Association, 2000c. – Vol. 1. – P. A55–A60.

225. Pérez-Vich, B. Progress in the Development of DNA-Based Markers for High Stearic Acid Content in Sunflower / B. Pérez-Vich, J. M. Fernández-Martínez, J. Muñoz-Ruz, S. J. Knapp, S. T. Berry // Proceedings of the 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. – Paris : International Sunflower Association, 2000d. – Vol. 1. – P. A49–A54.

226. Pérez-Vich, B. Quantitative Trait Loci for Broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) Resistance in Sunflower / B. Pérez-Vich, B. Akhtouch, S. J. Knapp, A. J. Leon, L. Velasco, J. M. Fernández-Martínez, S. T. Berry // Theoretical and Applied Genetics. – 2004c. – Vol. 109. – P. 92–102. – DOI: 10.1007/s00122-004-1599-7.

227. Pérez-Vich, B. Stearoyl-ACP and Oleoyl-PC Desaturase Genes Cosegregate with Quantitative Trait Loci Underlying High Stearic and High Oleic Acid Mutant Phenotypes in Sunflower / B. Pérez-Vich, J. M. Fernández-Martínez, M. Grondona [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2002c. – Vol. 104. – P. 338–349. – DOI: 10.1007/s001220100712.

228. Pérez-Vich, B. Marker-assisted and physiology-based breeding for resistance to root parasitic Orobanchaceae / B. Pérez-Vich, L. Velasco, P. J. Rich, G.

Ejeta // Parasitic Orobanchaceae. Parasitic mechanisms and control strategies / eds. D. M. Joel, J. Gressel, L. J. Musselman. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2013. – P. 369–391. – DOI: 10.1007/978-3-642-38146-1_21.

229. Petcu, E. The Effect of Drought Stress on Fatty Acid Composition in Some Romanian Sunflower Hybrids / E. Petcu, A. Arsintescu, D. Stanciu // Romanian Agricultural Research. – 2001. – Vol. 15. – P. 39–43.

230. Piao, X. Effect of Genotype, Growing Year and Planting Date on Agronomic Traits and Chemical Composition in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Germplasm / X. Piao, S. Y. Choi, Y. S. Jang, Y. S. So, J. W. Chung, S. Lee, J. Jong, H. S. Kim // Plant Breeding and Biotechnology. – 2014. – Vol. 2. – P. 35–47. – DOI: 10.9787/PBB.2014.2.1.035.

231. Piva, G. Effect of Cultural Conditions on Yield, Oil Content and Fatty Acid Composition of Sunflower Kernel / G. Piva, A. Bouniols, M. Mondies // Proceedings of the 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. – 2000. – P. A55–A60.

232. Pleite, R. Increase of the Stearic Acid Content in High-Oleic Sunflower (*Helianthus annuus*) Seeds / R. Pleite, E. Martínez-Force, R. García // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2006. – Vol. 54, No. 24. – P. 9383–9388. – DOI: 10.1021/jf061654f.

233. Polymutant tau protein variants and their use for recapitulating human tauopathies [Текст] : патент US9527894B2 / Google Patents. – 2014. – URL: <https://patents.google.com/patent/US9527894B2/en> (дата обращения: 10.05.2025).

234. Premnath, A. Mapping Quantitative Trait Loci Controlling Oil Content, Oleic Acid and Linoleic Acid Content in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / A. Premnath, M. Narayana, C. Ramakrishnan, S. Kuppasamy, V. Chockalingam // Molecular Breeding. – 2016. – Vol. 36. – Art. 106. – DOI: 10.1007/s11032-016-0527-2.

235. Pubert, C. A Cluster of Putative Resistance Genes Is Associated with a Dominant Resistance to Sunflower Broomrape / C. Pubert, M. C. Boniface, A.

Legendre [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2024. – Vol. 137. – Art. 103. – DOI: 10.1007/s00122-024-04594-0.

236. Pustovoit, G. V. Results and Prospects in Sunflower Breeding for Group Immunity by Using the Interspecific Hybridization Method / G. V. Pustovoit, I. A. Gubin // Proceedings of the 6th International Sunflower Conference, Bucharest, Romania. – 1974. – Vol. 1. – P. 373–381.

237. Putt, E. D. History and Present World Status / E. D. Putt // Sunflower Science and Technology / ed. J. F. Carter. – Madison, WI: American Society of Agronomy, 1978. – P. 1–30.

238. Putt, E. D. Observations on Morphological Characters and Flowering Processes in the Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / E. D. Putt // Scientific Agriculture. – 1940. – Vol. 21. – P. 167–179.

239. Qadir, G. Oil and Fatty Acid Accumulation in Sunflower as Influenced by Temperature Variation / G. Qadir, S. Ahmad, F. Hassan, M. A. Cheema // Pakistan Journal of Botany. – 2006. – Vol. 38. – P. 1137–1147.

240. Qi, L. Introgression and Targeting of the Pl37 and Pl38 Genes for Downy Mildew Resistance from Wild *Helianthus annuus* and *H. praecox* into Cultivated Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / L. Qi, Z. Talukder, G. Ma, G. J. Seiler // Theoretical and Applied Genetics. – 2023. – Vol. 136. – DOI: 10.1007/s00122-023-04316-y.

241. Qi, L. L. Map Saturation and SNP Marker Development for the Rust Resistance Genes (R4, R5, R13a, and R13b) in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) / L. L. Qi, Y. M. Long, G. J. Ma [et al.] // Molecular Breeding. – 2015. – Vol. 35. – Art. 196. – DOI: 10.1007/s11032-015-0380-8.

242. Qi, L. L. Molecular Mapping of the Rust Resistance Gene R4 to a Large NBS-LRR Cluster on Linkage Group 13 of Sunflower / L. L. Qi, B. S. Hulke, B. A. Vick [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2011. – Vol. 123. – P. 351–358. – DOI: 10.1007/s00122-011-1588-6.

243. Qi, L. L. Relocation of a Rust Resistance Gene R2 and Its Marker-Assisted Gene Pyramiding in Confection Sunflower (*Helianthus annuus* L.)

/ L. L. Qi, G. J. Ma, Y. M. Long [et al.] // Theoretical and Applied Genetics. – 2015. – Vol. 128. – P. 477–488. – DOI: 10.1007/s00122-014-2446-0.

244. Rajasekharan, R. Fatty Acid Biosynthesis and Regulation in Plants / R. Rajasekharan, V. Nachiappan // Plant Developmental Biology – Biotechnological Perspectives / eds E. Pua, M. Davey. – Berlin, Heidelberg: Springer, 2010. – DOI: 10.1007/978-3-642-04670-4_6.

245. Reddy, S. Y. Cocoa Butter Extenders from Kokum (*Garcinia indica*) and Phulwara (*Madhuca butyracea*) Butter / S. Y. Reddy, J. V. Prabhakar // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 1994. – Vol. 71, No. 2. – P. 217–219. – DOI: 10.1007/bf02541559.

246. Reddy, S. Y. Cocoa Butter Substitutes from Sal (*Shorea robusta*) Fat / S. Y. Reddy, J. V. Prabhakar // International Journal of Food Science & Technology. – 1990. – Vol. 25, No. 6. – P. 711–717. – DOI: 10.1111/j.1365-2621.1990.tb01133.x.

247. Regitano Neto, A. Environmental Effect on Sunflower Oil Quality / A. Regitano Neto, A. M. R. de O. Miguel, A. L. Mourad, E. A. Henriques, R. M. V. Alves // Crop Breeding and Applied Biotechnology. – 2016. – Vol. 16, No. 3. – P. 197–204. – DOI: 10.1590/1984-70332016v16n3a30.

248. Rieseberg, L. H. Molecular Evidence and the Origin and Development of the Domesticated Sunflower (*Helianthus annuus*, Asteraceae) / L. H. Rieseberg, G. J. Seiler // Economic Botany. – 1990. – Vol. 44, Suppl. 3. – P. 79–91. – DOI: 10.1007/bf02860477.

249. Río Andrade, J. C. D. Chemical Composition and Thermal Behavior of the Pulp and Kernel Oils from Macauba Palm (*Acrocomia aculeata*) Fruit / J. C. D. Río Andrade, B. E. Anderson, G. Marques [et al.] // Industrial Crops and Products. – 2016. – Vol. 84. – P. 294–304. – DOI: 10.1016/j.indcrop.2016.02.018.

250. Robertson, J. A. Relation of Days after Flowering to Chemical Composition and Physiological Maturity of Sunflower Seed / J. A. Robertson, G. W. Chapman, R. L. Wilson // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 1978. – Vol. 55. – P. 266–269. – DOI: 10.1007/BF02676938.

251. Roche, J. Management of Environmental Crop Conditions to Produce Useful Sunflower Oil Components / J. Roche, A. Bouniols, Z. Mouloungui, T. Barranco, M. Cerny // *European Journal of Lipid Science and Technology*. – 2006. – Vol. 108. – P. 287–297. – DOI: 10.1002/ejlt.200500310.
252. Rochester, C. Unsaturated Fatty Acid Synthesis in Sunflower (*Helianthus annuus* L.) Seeds in Response to Night Temperature / C. Rochester, J. Silver // *Plant Cell Reports*. – 1983. – Vol. 2. – P. 229–231.
253. Rodríguez-Ojeda, M. I. Sunflower Inbred Line (KI-374) Carrying Two Recessive Genes for Resistance against a Highly Virulent Spanish Population of *Orobanche cernua* Loefl. Race F / M. I. Rodríguez-Ojeda, J. Fernández-Escobar, L. C. Alonso // *Proceedings of the 7th International Parasitic Weed Symposium, Nantes, France, 5–8 June 2001*. – P. 208–211.
254. Roth, M.G. Fungal biotechnology: From yesterday to tomorrow / M. G. Roth, N. M. Westrick, T. T. Baldwin // *Frontiers in Fungal Biology*. – 2023. – Vol. 4. – P. 1135263. doi: 10.3389/ffunb.2023.1135263
255. Rozhon, W. Generation of High Oleic Acid Sunflower Lines Using Gamma Radiation Mutagenesis and High-Throughput Fatty Acid Profiling / W. Rozhon, V. E. Ramirez, S. Wieckhorst, V. Hahn, B. Poppenberger // *Frontiers in Plant Science*. – 2023. – Vol. 14. – Art. 1138603. – DOI: 10.3389/fpls.2023.1138603.
256. Sala, C. A. Development of CLHA-Plus: A Novel Herbicide Tolerance Trait in Sunflower Conferring Superior Imidazolinone Tolerance and Ease of Breeding / C. A. Sala, M. Bulos, M. Echarte, S. R. Whitt, G. J. Budziszewski, W. Howie, B. S. Singh, B. Weston // *Proceedings of the 17th International Sunflower Conference, Córdoba, Spain, 2008*. – P. 489–494.
257. Sala, C. A. Genetic Analysis of an Induced Mutation Conferring Imidazolinone Resistance in Sunflower / C. A. Sala, M. Bulos, A. M. Echarte // *Crop Science*. – 2008. – Vol. 48, No. 5. – Art. 1817. – DOI: 10.2135/cropsci2007.11.0625.
258. Sala, C. A. Genetics and Breeding of Herbicide Tolerance in Sunflower / C. A. Sala, M. Bulos, E. Alteri, M. L. Ramos // *Helia*. – 2012. – Vol. 35. – P. 57–70. – DOI: 10.2298/HEL1257057S.

259. Sala, C. A. Inheritance and Molecular Characterization of Broad Range Tolerance to Herbicides Targeting Acetohydroxyacid Synthase in Sunflower / C. A. Sala, M. Bulos // Theoretical and Applied Genetics. – 2012. – Vol. 124. – P. 355–364.
260. Sala, C. A. Molecular and Biochemical Characterization of an Induced Mutation Conferring Imidazolinone Resistance in Sunflower / C. A. Sala, M. Bulos, A. M. Echarte, S. R. Whitt, R. Ascenzi // Theoretical and Applied Genetics. – 2008. – Vol. 108. – P. 105–112. – DOI: 10.1007/s00122-008-0880-6.
261. Salas, J. J. Biochemical Characterization of a High-Palmitoleic Acid *Helianthus annuus* Mutant / J. J. Salas, E. Martínez-Force, R. Garcés // Plant Physiology and Biochemistry. – 2004. – Vol. 42, No. 5. – P. 373–381. – DOI: 10.1016/j.plaphy.2004.03.001.
262. Salas, J. J. Biochemistry of Lipid Metabolism in Olive and Other Oil Fruits / J. J. Salas, J. Sanchez, S. Umi, U. S. Ramli, A. M. Manaf, M. Williams, J. L. Harwood // Progress in Lipid Research. – 2000. – Vol. 39. – P. 151–180.
263. Salas, J. J. High Stearic Sunflower Oil: Latest Advances and Applications / J. J. Salas, M. A. Bootello, E. Martínez-Force, M. Venegas-Calcrón, R. Garcés // OCL. – 2021. – Vol. 28. – Art. 35. – DOI: 10.1051/ocl/2021022.
264. Salas, J. J. Production of Stearate-Rich Butters by Solvent Fractionation of High Stearic–High Oleic Sunflower Oil / J. J. Salas, M. A. Bootello, E. Martínez-Force, R. Garcés // Food Chemistry. – 2011. – Vol. 124, No. 2. – P. 450–458. – DOI: 10.1016/j.foodchem.2010.06.053.
265. Salas, J. J. The Biochemical Characterization of a High-Stearic Acid Sunflower Mutant Reveals the Coordinated Regulation of Stearoyl-Acyl Carrier Protein Desaturases / J. J. Salas, L. Youssar, E. Martínez-Force, R. Garcés // Plant Physiology and Biochemistry. – 2008. – Vol. 46, No. 2. – P. 109–116. – DOI: 10.1016/j.plaphy.2007.10.007.
266. Salas, J. J. Tropical Vegetable Fats and Butters: Properties and New Alternatives / J. J. Salas, M. A. Bootello, E. Martínez-Force, R. Garcés //

Oléagineux, Corps Gras, Lipides. – 2009. – Vol. 16, No. 4–6. – P. 254–258. – DOI: 10.1051/ocl.2009.0278.

267. Sandu, I. Inheritance of Branching Types in Sunflower / I. Sandu, A. V. Vrânceanu, D. S. Craiciu, I. Balana, M. Pacueranu // Proceedings of the 14th International Sunflower Conference. – 1996. – Vol. 1. – P. 140–144.

268. Santos, G. de O. Effects of dietary greasy babassu byproduct on nutrient utilization, meat quality, and fatty acid composition in abomasal digesta and meat from lambs / G. de O. Santos, H. N. Parente, A. M. Zanine, T. V. C. Nascimento, A. G. de O. V. Lima, L. R. Bezerra, N. A. F. Machado, D. J. Ferreira, V. L. F. dos Santos, H. H. A. Costa, J. S. Oliveira, M. O. M. Parente // Animal Feed Science and Technology. – 2022. – Vol. 287. – Art. 115283. – DOI: 10.1016/j.anifeedsci.2022.115283.

269. Savichenko, D. DNA marker for the *HaOr7* gene conferring resistance to the GRU race of broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.) in sunflower / D. Savichenko, S. Guchetl, E. Loginova // Helia. – 2024. – Vol. 47, No. 80. – P. 36–51. – DOI: 10.29329/helia.2024.763.4.

270. Schneiter, A. A. Early History of Sunflower / A. A. Schneiter, E. D. Putt // Agronomy Monograph. – 1997. – DOI: 10.2134/agronmonogr35.c1.

271. Schneiter, A. A. Production of semidwarf and dwarf in the northern Great Plains of the United States / A. A. Schneiter // Field Crops Research. – 1992. – Vol. 30. – P. 391–401.

272. Schulte, L. R. Increased growing temperature reduces content of polyunsaturated fatty acids in four oilseed crops / L. R. Schulte, T. Ballard, T. Samarakoon, L. Yao, P. Vadhani, S. Staggenborg, M. Rezac // Industrial Crops and Products. – 2013. – Vol. 51. – P. 212–219. – DOI: 10.1016/j.indcrop.2013.08.075.

273. Schuppert, G. F. The sunflower high-oleic mutant *Ol* carries variable tandem repeats of *FAD2-1*, a seed-specific oleoyl-phosphatidyl choline desaturase / G. F. Schuppert, S. Tang, M. B. Slabaugh, S. J. Knapp // Molecular Breeding. – 2006. – Vol. 17. – P. 241–256. – DOI: 10.1007/s11032-005-5680-y.

274. Seiler, G. Crop History / G. Seiler, C. C. Jan // Genetics, Genomics and Breeding of Sunflower / eds. J. Hu, G. Seiler. – 2010.
275. Seiler, G. Effect of hybrid, flowering date and environment on oil content and oil quality of wild sunflower seed / G. Seiler // Crop Science. – 1983. – Vol. 23. – P. 1063–1068.
276. Seiler, G. Germplasm resources for increasing the genetic diversity of global cultivated sunflower / G. Seiler, L. F. Marek // Helia. – 2011. – Vol. 34, No. 55. – P. 1–20.
277. Seiler, G. Sunflower / G. Seiler, Y. Kaya, S. Jocić, D. Miladinovic // Technological Innovations in Major World Oil Crops. – Vol. 1. – 2011. – P. 85–129. – DOI: 10.1007/978-1-4614-0356-2_4.
278. Serrano-Vega, M. J. Lipid characterization of seed oils from high-palmitic, low-palmitoleic, and very high-stearic acid sunflower lines / M. J. Serrano-Vega, E. Martínez-Force, R. Garcés // Lipids. – 2005. – Vol. 40. – P. 369–374. – DOI: 10.1007/s11745-006-1396-y.
279. Serre, F. Sclerotinia sclerotiorum capitulum resistance tests using ascospores: results over the period 1991–2003 / F. Serre, P. Walser, D. Tourvieille De Labrouhe, F. Vear // Proceedings of the 16th International Sunflower Conference. – Fargo, ND, USA, 2004. – Vol. 1. – P. 129–134.
280. Sharma, B. Floral biology of sunflowers: A histological and physiological analysis / B. Sharma, R. Shakya, S. C. Bhatla // Sunflowers / Ed. J. I. Arribas. – 2014. – P. 19–42.
281. Shi, B. Recent progress on sunflower broomrape research in China / B. Shi, J. Zhao // OCL. – 2020. – Vol. 27. – Art. 30. – DOI: 10.1051/ocl/2020023.
282. Simpson, B. W. Selection for high linoleic acid content in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / B. W. Simpson, C. M. McLeod, D. L. George // Australian Journal of Experimental Agriculture. – 1989. – Vol. 29. – P. 233–239.
283. Škorić, D. Possibility of creation of sunflower hybrids with different oil quality / D. Škorić, S. Jocić, N. Lečić, Z. Sakač // Zbornik radova 47. Savetovanja industrije ulja. – Herceg Novi, Crna Gora, 2006. – P. 9–18.

284. Skorić, D. Sunflower genetics and breeding: international monograph / D. Skorić, G. J. Seiler, Z. Liu. – Novi Sad: Serbian Academy of Sciences and Arts, Branch, 2012. – 520 p.
285. Smith, B. D. The domestication of *Helianthus annuus* L. (sunflower) / B. D. Smith // Vegetation History and Archaeobotany. – 2013. – Vol. 23, No. 1. – P. 57–74. – DOI: 10.1007/s00334-013-0393-3.
286. Sobrino, E. Modeling the oleic acid content in sunflower oil / E. Sobrino, A. M. Tarquis, M. C. Diaz // Agronomy Journal. – 2003. – Vol. 95, No. 2. – P. 329–334. – DOI: 10.2134/agronj2003.3290.
287. Steer, B. T. Changes in fatty acid composition of sunflower (*Helianthus annuus*) seeds in response to time of nitrogen application, supply rates and defoliation / B. T. Steer, G. J. Seiler // Journal of the Science of Food and Agriculture. – 1990. – Vol. 51, No. 1. – P. 11–26. – DOI: 10.1002/jsfa.2740510103.
288. Stumpf, P. K. Biosynthesis of Saturated and Unsaturated Fatty Acids / P. K. Stumpf // Biochemistry of Plants / eds P. K. Stumpf, E. E. Conn. – New York : Academic Press, 1980. – Vol. 4. – P. 177–204.
289. Sunflowerseed 2024 // The International Production Assessment Division (IPAD) of the USDA's Foreign Agricultural Service (FAS). – Электронный ресурс. – URL: (дата обращения: 10.04.2025).
290. Talbot, G. Tropical exotic oils / G. Talbot // Specialty Oils and Fats in Food and Nutrition. – 2015. – P. 87–123. – DOI: 10.1016/B978-1-78242-376-8.00004-1.
291. Talha, M. Effect of soil water stress on water economy and oil composition in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / M. Talha, F. Osman // The Journal of Agricultural Science. – 1975. – Vol. 84, No. 1. – P. 49–56. – DOI: 10.1017/S0021859600071860.
292. Tan, A. S. Study on the determination of combining abilities of inbred lines for hybrid breeding using line $\times$ tester analysis in sunflower (*Helianthus annuus* L.) / A. S. Tan // Helia. – 2010. – Vol. 33. – P. 131–148.

293. Tan, C.-H. Red Palm Oil: A Review on Processing, Health Benefits and Its Application in Food / C.-H. Tan, C. Lee, S. Tan, D. Poon, C. Chong, L. P. Pui // *Journal of Oleo Science*. – 2021. – Vol. 70. – DOI: 10.5650/jos.ess21108.
294. Terzić, S. Gene banks for wild and cultivated sunflower genetic resources / S. Terzić, M.-C. Boniface, L. Marek, D. Alvarez, K. Baumann, V. Gavrilova [et al.] // *OCL*. – 2020. – Vol. 27. – Art. 9. – DOI: 10.1051/ocl/2020004.
295. Thijssen, M. A. M. A., Hornstra, G., Mensink, R. P. Stearic, oleic, and linoleic acids have comparable effects on markers of thrombotic tendency in healthy human subjects / M. A. M. A. Thijssen, G. Hornstra, R. P. Mensink // *The Journal of Nutrition*. – 2005. – Vol. 135, No. 12. – P. 2805–2811. – DOI: 10.1093/jn/135.12.2805.
296. Trémolières, A. Unsaturated fatty acids in maturing seeds of sunflower and rape: regulation by temperature and light intensity / A. Trémolières, J. P. Dubacq, D. Drapier // *Phytochemistry*. – 1982. – Vol. 21. – P. 41–45.
297. Triboi-Blondel, A. M. The effect of temperature from flowering to maturity on seed composition of high oleic sunflower inbreds and mid oleic hybrids / A. M. Triboi-Blondel, B. Bonnemoy, R. Falcimagne, M. Martignac, J. Messaoud France // *Proceedings of the 15th International Sunflower Conference*. – Toulouse, France, 2000. – P. A.67–A.72.
298. Turhan, H. Effects of ecological and topographic conditions on oil content and fatty acid composition in sunflower / H. Turhan, N. Citak, H. Pehlivanoglu, Z. Mengul // *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. – 2010. – Vol. 16. – P. 553–558.
299. Ungaro, M. R. G. Influência da temperatura do ar na composição de aquênios de girasol / M. R. G. Ungaro, P. C. Sentelhas, J. M. Turatti, D. Soave // *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. – 1997. – Vol. 32. – P. 351–356.
300. Urie, A. L. Inheritance of high oleic acid in sunflower / A. L. Urie // *Crop Science*. – 1985. – Vol. 25, No. 6. – P. 986–989.
301. Urie, A. L. Inheritance of very high oleic acid content in sunflower / A. L. Urie // *Proceedings of the 6th Sunflower Research Forum*. – 1984. – P. 9–10.

302. Uslu, Y. Z. CRISPR/Cas9-mediated targeted mutagenesis of *FAD2-1* gene for oleic acids composition in sunflower / Y. Z. Uslu, B. N. Ural, N. Cebrailoglu, Y. Aydin, Y. Ozden Ciftci, A. Altinkut Uncuoglu // *Genetics & Applications*. – 2022. – Vol. 6, No. 2. – P. 89–102.
303. Van der Merwe, R. Stability of seed oil quality traits in high and mid-oleic acid sunflower hybrids / R. Van der Merwe, M. T. Labuschagne, L. Herselman, A. Hugo // *Euphytica*. – 2013. – Vol. 193, No. 2. – P. 157–168. – DOI: 10.1007/s10681-013-0888-0.
304. van Rooijen, M. A. Palmitic Acid Versus Stearic Acid: Effects of Interesterification and Intakes on Cardiometabolic Risk Markers – A Systematic Review / M. A. van Rooijen, R. P. Mensink // *Nutrients*. – 2020. – Vol. 12, No. 3. – P. 615. – DOI: 10.3390/nu12030615.
305. Varčs, D. Inheritance of oleic acid content of F₁ seed in a complete diallel cross between seven sunflower lines / D. Varčs, S. Lacombe, Y. Griveau, A. Bervillé, F. Kaan // *Helia*. – 2002. – Vol. 25. – P. 105–112.
306. Varčs, D. Triacylglyceride composition in F₁ seed using factorial and diallel crosses between sunflower lines / D. Varčs, J. Cléomčne, S. Lacombe, Y. Griveau, A. Bervillé, F. Kaan // *Proceedings of the 15th International Sunflower Conference*. – Toulouse, France, 2000. – P. A19–A24.
307. Vasic, D. M. Gene actions affecting sunflower resistance to *Sclerotinia sclerotiorum* measured by sclerotia infections of roots, stems, and capitula / D. M. Vasic, R. Z. Marinkovic, F. A. Miladinovic, S. B. Jovic, D. M. Skoric // *Proceedings of the 16th International Sunflower Conference*. – Fargo, ND, USA. – P. 603–608.
308. Vear, F. Genetical studies of nectar and pollen production in sunflower / F. Vear, M. Pham-Delegue, D. Tourvieille de Labrouhe [et al.] // *Agronomie*. – 1990. – No. 10. – P. 219–231.
309. Velasco, L. A new sunflower mutant with increased levels of palmitic acid in seed oil / L. Velasco, B. Pérez-Vich, J. M. Fernández-Martínez // *Helia*. – 2008. – Vol. 31, No. 48. – P. 55–60. – DOI: 10.2298/HEL0848055V.

310. Velasco, L. Inheritance of oleic acid content under controlled environment / L. Velasco, B. Pérez-Vich, J. M. Fernandez-Martinez // Proceedings of the 15th International Sunflower Conference. – Toulouse, France, 12–15 June 2000. – Vol. 1. – P. A31–A36.

311. Velasco, L., Pérez-Vich B., Fernández-Martínez J. M. Relationships between seed oil content and fatty acid composition in high stearic acid sunflower / L. Velasco, B. Pérez-Vich, J. M. Fernández-Martínez // Plant Breeding. – 2007. – Vol. 126, No. 5. – P. 503–508. – DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01371.x.

312. Vick, B. A. Inheritance of reduced saturated fatty acid content in sunflower oil / B. A. Vick, C. C. Jan, J. F. Miller // Helia. – 2002. – Vol. 25, No. 36. – P. 113–122.

313. Vick, B. A. Registration of a sunflower genetic stock RS3 with reduced levels of palmitic and stearic acids / B. A. Vick, C. C. Jan, J. F. Miller // Journal of Plant Registrations. – 2007. – Vol. 1. – P. 80.

314. Vick, B. A. Registration of two sunflower genetic stocks with reduced palmitic and stearic acids / B. A. Vick, C. C. Jan, J. F. Miller // Crop Science. – 2003. – Vol. 43. – P. 747–748. – DOI: 10.2135/cropsci2003.0747.

315. Vick, B. A. Two-year study on the inheritance of reduced saturated fatty acid content in sunflower seed / B. A. Vick, C. C. Jan, J. F. Miller // Helia. – 2004. – Vol. 27. – P. 25–40. – DOI: 10.2298/HEL0441025B.

316. Vrânceanu, A. V. Advances in sunflower breeding in Romania / A. V. Vrânceanu // Proceedings of the 4th International Sunflower Conference. – Memphis, TN, 23–25 June 1970. – P. 136–148.

317. Vrânceanu, A. V. Sunflower genetic resistance to *Phomopsis helianthi* attack / A. V. Vrânceanu, D. Craiciu, G. Soare, M. Pacureanu, G. Voinescu, I. Sandu // Proceedings of the 13th International Sunflower Conference. – Pisa, Italy, 7–11 September 1992. – Vol. 2. – P. 1301–1306.

318. Vrânceanu, A. V. Virulence groups of *Orobanche cumana* Wallr., differential hosts and resistance sources and genes in sunflower / A. V. Vrânceanu,

V. A. Tudor, F. M. Stoenescu, N. Pirvu // Proceedings of the 9th International Sunflower Conference. – Torremolinos, Spain, 8–13 June 1980. – P. 74–82.

319. Wei, H. L. *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 Type III Secretion Effector Polymutants Reveal an Interplay between HopAD1 and AvrPtoB / H. L. Wei, S. Chakravarthy, J. Mathieu, T. C. Helmann, P. Stodghill, B. Swingle, G. B. Martin, A. Collmer // Cell Host Microbe. – 2015. – Vol. 17(6). – P. 752–762. – DOI: 10.1016/j.chom.2015.05.007.

320. White, A. D. Common sunflower resistance to acetolactate synthase–inhibiting herbicides / A. D. White, M. D. K. Owen, R. G. Hartzler, J. Cardina // Weed Science. – 2002. – Vol. 50, No. 4. – P. 432–437. – DOI: 10.1614/0043-1745(2002)050[0432:csrtas]2.0.co;2.

321. Yen Chew, I. Y. *Shorea macrophylla*: Overview of Illipe Nut Producing Tree / I. Y. Yen Chew, H. H. Chung, M. L. Mei Lin Lau, B. S. Wee, S. F. Sim // Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science. – 2022. – Vol. 45, No. 3. – P. 663–675. – DOI: 10.47836/pjtas.45.3.08.

322. Young, F. V. K. Palm Kernel and coconut oils: Analytical characteristics, process technology and uses / F. V. K. Young // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 1983. – Vol. 60, No. 2 (Part 2). – P. 374–379. – DOI: 10.1007/bf02543521.

323. Zhou, F. Comparative transcriptomic analyses of high and low oleic acid content sunflower (*Helianthus annuus* L.) seed development / F. Zhou, Y. Liu, W. Wang, L. Wu, H. Yuan, X. Liu, J. Ma, J. Wang, Y. Yao, L. Zhang, X. Huang // Pakistan Journal of Botany. – 2022. – Vol. 54, No. 6. – P. 2131–2141. – DOI: 10.30848/PJB2022-6(16).

324. Zimmer, D. E. Downy mildew resistance in cultivated sunflower and its inheritance / D. E. Zimmer, M. L. Kinman // Crop Science. – 1972. – Vol. 12, No. 6. – P. 749–751. – DOI: 10.2135/cropsci1972.0011183X001200060009x.

325. Zlatanov, M. D. Variations in fatty acids, phospholipids and sterols during the seed development of a high oleic sunflower variety / M. D. Zlatanov, M. J. Angelova-Romova, G. A. Antova, R. D. Dimitrova, S. M. Momchilova, B. M.

Nikolova-Damyanova // Journal of the American Oil Chemists' Society. – 2009. – Vol. 86, No. 9. – P. 867–875. – DOI: 10.1007/s11746-009-1425-0.

326. Zzaman, W. Fatty acid composition, rheological properties and crystal formation of rambutan fat and cocoa butter / W. Zzaman, U. Issara, N. Febrianto, T. Yang // International Food Research Journal. – 2014. – Vol. 21, No. 3. – P. 1019–1023.

327. Антонова, Т. С. Изменчивость заразиhi, паразитирующей на подсолнечнике, при интенсивном его возделывании в регионах Российской Федерации / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, М. В. Ивебор, С. Л. Саукова // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2024. – Т. 25, № 1. – С. 53–61. – DOI: 10.30766/2072-9081.2024.25.1.53-61.

328. Антонова, Т. С. К морфофизиологической коэволюции заразиhi (*Orobanchе сumana*) и подсолнечника / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, М. В. Ивебор, С. Л. Саукова // Масличные культуры. – 2022. – Вып. 4 (192). – С. 12–19. – DOI: 10.25230/2412-608X-2022-4-192-12-19.

329. Антонова, Т. С. Расовая принадлежность семян заразиhi (*Orobanchе сumana* Wallr.), собранных на полях разных регионов РФ в 2019 году / Т. С. Антонова, Н. М. Арасланова, Ю. В. Питинова // Аграрная наука. – 2020. – Т. 6. – С. 62–65. – DOI: 10.32634/0869-8155-2020-339-6-62-65.

330. Арасланова, Н. М. Определение расовой принадлежности изолятов ржавчины (*Russinia helianthi* Schwein.), поражающей подсолнечник в некоторых регионах России / Н. М. Арасланова, Т. С. Антонова, М. В. Ивебор, В. И. Хатнянский // Масличные культуры. – 2019. – Вып. 4 (180). – С. 107–112. – DOI: 10.25230/2412-608X-2019-4-180-107-112.

331. Батова, В. М. Агроклиматические ресурсы Северного Кавказа / В. М. Батова. – Л.: Гидрометеиздат, 1996. – 321 с.

332. Бородин, С. Г. Селекция сортов подсолнечника во ВНИИМК / С. Г. Бородин // Основные итоги научно-исследовательской работы по масличным культурам (к 100-летию ВНИИМК). – Краснодар, 2012. – С. 3–27.

333. Верещагин, А. Г. Обмен запасных жиров в растении / А. Г. Верещагин // Успехи современной биологии. – 1958. – Т. XLV, Вып. 1. – С. 114–129.
334. Воронова, О. Н. Количественный и качественный анализ пыльцы подсолнечника (*Helianthus* L.) и его использование в селекционной работе / О. Н. Воронова, В. А. Гаврилова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2019. – Вып. 180 (1). – С. 95–104.
335. Гаврилова, В. А. Линии подсолнечника, полученные на основе высокомасличных сортов / В. А. Гаврилова, И. Н. Анисимова, Т. Г. Ступникова // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. – 2018. – Т. 179, № 3. – С. 167–178. – DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-167-178.
336. Гаврилова, И. Н. Генетика культурных растений. Подсолнечник / И. Н. Гаврилова, И. Н. Анисимова. – СПб.: ВИР, 2003. – 209 с.
337. Генетическая коллекция подсолнечника [Электронный ресурс] / Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур им. В. С. Пустовойта (ВНИИМК). – URL: <https://vniimk.ru/science/geneticheskaya-kollektsiya-podsolnechnika/?ysclid=m8py4r41i6335106435> (дата обращения: 01.03.2025).
338. Горбаченко, Ф. И. Селекция подсолнечника на Дону / Ф. И. Горбаченко, О. Ф. Горбаченко // Фундаментальные исследования. – 2005. – № 2. – С. 11–15.
339. ГОСТ 10855-64. Семена масличные. Методы определения лузжистости. – М.: Стандартинформ, 2010. – 62 с.
340. ГОСТ 12042-80. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения массы 1000 семян (с Изменением № 1). – М.: Стандартинформ, 2010. – С. 116–118.
341. ГОСТ 3961-2010. Жиры и масла животные и растительные. Определение йодного числа. – М.: Стандартинформ, 2012. – 11 с.
342. ГОСТ 8.597-2010. Семена масличных культур и продукты их переработки. Методика измерений масличности и влажности методом

импульсного ядерного магнитного резонанса. – М.: Стандартинформ, 2019. – 8 с.

343. ГОСТ Р 51483-99. Масла растительные и жиры животные. Определение методом газовой хроматографии массовой доли метиловых эфиров индивидуальных жирных кислот к их сумме. – М.: Стандартинформ, 2008. – 7 с.

344. ГОСТ Р 51486-99. Масла растительные и жиры животные. Получение метиловых эфиров жирных кислот. – М.: Госстандарт России, 2010. – С. 172–177.

345. Демури́н, Я. Н. Влияние ALS-ингибиторов на клубеньки зарази́хи у гербицидоустойчивых линий подсолнечника / Я. Н. Демури́н, А. А. Перстенёва // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – Краснодар, 2011. – Вып. № 1 (146–147). – С. 134–138.

346. Демури́н, Я. Н. Генетический анализ и селекционное использование признаков состава жирных кислот и токоферолов в семенах подсолнечника : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Я. Н. Демури́н. – Санкт-Петербург, 1999. – 36 с.

347. Демури́н, Я. Н. Материнский эффект в наследовании признака среднеолеиновости масла в семенах подсолнечника у гибридов первого поколения / Я. Н. Демури́н, О. М. Борисенко, Ю. В. Чебанова // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2016. – Вып. 1 (165). – С. 16–21.

348. Демури́н, Я. Н. Наследование некоторых маркерных признаков подсолнечника / Я. Н. Демури́н, В. В. Толмачев // Вопросы прикладной физиологии и генетики масличных культур. – Краснодар, 1986. – С. 14–19.

349. Демури́н, Я. Н. Наследование признака среднеолеиновости масла в семенах подсолнечника у гибридов второго и третьего поколений / Я. Н. Демури́н, О. М. Борисенко, Ю. В. Чебанова // Масличные культуры.

Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – Вып. 3 (175). – С. 3–8.

350. Демурин, Я. Н. Осевой градиент содержания олеиновой кислоты в частях семени подсолнечника / Я. Н. Демурин, О. М. Борисенко, Ю. В. Чебанова // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2014. – Вып. 1 (157–158). – С. 7–10.

351. Демурин, Я. Н. Передача гена устойчивости к имидазолиновым гербицидам в селекционный материал подсолнечника во ВНИИМК / Я. Н. Демурин, А. А. Перстенёва // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2007. – Вып. 2 (137). – С. 18–22.

352. Демурин, Я. Н. Передача гена устойчивости к трибенурон-метилу в селекционный материал подсолнечника ВНИИМК / Я. Н. Демурин, А. А. Пихтярёва, А. С. Тронин // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2013. – Вып. 1 (153–154). – С. 16–20.

353. Демурин, Я. Н. Поиск супрессорных генотипов по мутации высокоолеиновости масла семян подсолнечника / Я. Н. Демурин, О. М. Борисенко, С. Г. Ефименко // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2004. – Вып. 2 (131). – С. 31–34.

354. Демурин, Я. Н. Пыльцевой анализ линий селекционно-генетической коллекции подсолнечника / Я. Н. Демурин, О. А. Рубанова, А. В. Мелейчук // Масличные культуры. – 2024. – Вып. 1 (197). – С. 3–9.

355. Демурин, Я. Н. Создание и изучение рекомбинантных инбредных линий подсолнечника с различным содержанием олеиновой кислоты в масле семян / Я. Н. Демурин, Ю. В. Чебанова, О. М. Борисенко, С. З. Гучетль, Д. Л.

Савиченко, С. Г. Ефименко, О. А. Рубанова, А. А. Широких, В. Д. Шамрай // Масличные культуры. – 2020. – Вып. 2 (182). – С. 3–12.

356. Демури́н, Я. Н. Устойчивость мутации высокоолеиновости масла к действию супрессора в семенах подсолнечника / Я. Н. Демури́н, О. М. Борисенко // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2009. – Вып. 1 (140). – С. 18–21.

357. Демури́н, Я. Н. Шкала фитотоксичности ALS-ингибирующих гербицидов у подсолнечника / Я. Н. Демури́н, А. С. Тронин, Н. А. Пикалова // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2013. – Вып. 2 (155–156). – С. 24–27.

358. Децына, А. А. Распространённость ржавчины на сортах подсолнечника в условиях Краснодарского края / А. А. Децына, Г. А. Терещенко, И. В. Илларионова // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2018. – Вып. 2 (174). – С. 101–106.

359. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта / Б. А. Доспехов. – М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.

360. Дьяков, А. Б. Морфология и анатомия подсолнечника / А. Б. Дьяков, Т. А. Перестова // Подсолнечник / под ред. В. С. Пустовойта. – М.: Колос, 1975. – С. 21–29.

361. Ефименко, С. Г. Создание линии подсолнечника ЛГ 30 с повышенным содержанием пальмитиновой кислоты в масле семян / С. Г. Ефименко, С. К. Ефименко, Я. Н. Демури́н // Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2005. – Вып. 1 (165). – С. 14–18.

362. Ефименко, С. Г. Экспресс-оценка содержания олеиновой и линолевой жирных кислот масла в измельчённых семянках подсолнечника с помощью ИК-спектроскопии / С. Г. Ефименко, С. К. Ефименко // Масличные

культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. — 2018. — Вып. 4 (176). — С. 58–63.

363. Иванов, С. Л. Климатическая теория образования органических веществ / С. Л. Иванов. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 88 с.

364. Инге-Вечтомов, С. Г. Генетика с основами селекции / С. Г. Инге-Вечтомов. — 3-е изд. — 2015. — 720 с.

365. Ионова, Е. В. Засуха и гидротермический коэффициент увлажнения как один из критериев оценки степени её интенсивности (обзор литературы) / Е. В. Ионова, В. А. Лиховидова, И. А. Лобунская // Зерновое хозяйство России. — 2016. — № 6. — С. 18–22.

366. Кретович, В. Л. Биохимия растений / В. Л. Кретович. — М.: Высшая школа, 1986. — 503 с.

367. Ленинджер, А. Основы биохимии. Т. 1 / А. Ленинджер. — М.: Мир, 1985. — 367 с.

368. Лукомец, В. М. Атлас болезней подсолнечника / В. М. Лукомец, И. А. Котлярова, Г. А. Терещенко. — Краснодар: Просвещение-Юг, 2015. — 67 с.

369. Лукомец, В. М. Болезни подсолнечника / В. М. Лукомец, В. Т. Пивень, Н. М. Тишков. — М.: Агрорус, 2011. — 210 с.

370. Мазер, К. Биометрическая генетика / К. Мазер, Дж. Джинкс; перевод с английского В. М. Гиндилиса, Л. А. Животовского. — М.: Мир, 1985. — 463 с.

371. Марков, Н. Н. Молотильно-очистительное устройство для обмолота отдельных корзинок селекционного подсолнечника: патент RU 2850075C1 / Н. Н. Марков, А. Н. Ткаченко, С. С. Фролов, Я. Н. Демушин, С. С. Макаров, Г. В. Кочуров. — 2025. — 10 с.

372. Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность. Подсолнечник. RTG/0081/2 от 09.07.2009 [Электронный ресурс]. — Режим доступа: : <https://gossortrf.ru/upload/metodic/R0081.zip>.

373. Никитчин, Д. И. Подсолнечник / Д. И. Никитчин. – Киев: Урожай, 1993. – 192 с.

374. О'Брайен, Р. Масла и жиры. Производство, состав и свойства, применение / Р. О'Брайен; перевод с английского В. Д. Широкова и др. – СПб.: Профессия, 2007. – 752 с.

375. Орлова, Н. Н. Генетический анализ: учебное пособие / Н. Н. Орлова. – М.: издательство МГУ, 1991. – 318 с.

376. Панченко, А. Я. Ранняя диагностика заразиоустойчивости при селекции и улучшающем семеноводстве подсолнечника // Вестник сельскохозяйственной науки. – 1975. – № 2. – С. 107–115.

377. Патент № 2830955 С1 Российская Федерация, МПК А01Н 1/04, С12Q 1/68. Система внутригенных ДНК-маркеров для детекции в растениях подсолнечника доминантного и рецессивного аллелей гена *HaOr7*, контролирующего устойчивость к расе G заразихи (*Orobanchе cumanа* Wallr.): № 2023122373: заявл. 28.08.2023: опубл. 27.11.2024 / Д. Л. Савиченко, С. З. Гучетль, Е. Д. Логинова; заявитель Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр "Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта"

378. Патент № 2851468 С1 Российская Федерация, МПК С12Q 1/6895. Внутригенный ДНК-маркер для ПЦР в реальном времени, предназначенный для идентификации аллелей гена *HaOr7*, контролирующего устойчивость подсолнечника к расе G заразихи (*Orobanchе cumanа* Wallr.): заявл. 13.05.2025: опубл. 24.11.2025 / Д. Л. Савиченко, С. З. Гучетль, Е. Д. Логинова; заявитель Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр "Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта". – EDN OVDPUD.

379. Плачек, Е. М. К вопросу об иммунитете подсолнечника // Маслобойно-жировое дело. – 1928. – № 3. – С. 29–34.

380. Плачек, Е. М. Селекция перекрёстноопыляющихся растений на основе инцухта // Социалистическая реконструкция сельского хозяйства. – 1930. – № 12.

381. Попов, П. С. Созревание семян подсолнечника / П. С. Попов, А. Б. Дьяков // Подсолнечник / под редакцией В. С. Пустовойта. – М.: Колос, 1975. – С. 87–103.

382. Пустовойт, В. С. Краткий обзор работ с масличным подсолнечником за период 1912–1925 гг. // Труды Кубан.-Черн. НИИ и селекц. станции «Круглик». КубСХИ. – 1926. – Вып. 38. – 16 с.

383. Пустовойт, В. С. Основные этапы селекции подсолнечника // Подсолнечник / под редакцией В. С. Пустовойта. – М.: Колос, 1975. – С. 136–139.

384. Пустовойт, В. С. Результаты работ ВНИИМК по селекции подсолнечника // Селекция и семеноводство. – 1937. – № 1. – С. 12–20.

385. Пустовойт, Г. В. Межвидовая гибридизация как метод селекции подсолнечника на групповой иммунитет // Генетика. – 1966. – № 1. – С. 59–69.

386. Пустовойт, Г. В. Селекция подсолнечника на групповой иммунитет методом межвидовой гибридизации // Доклады ВАСХНИЛ. – 1964. – № 1. – С. 2–7.

387. Рокитский, П. Ф. Введение в статистическую генетику / П. Ф. Рокитский. – Минск: Высшая школа, 1978. – 448 с.

388. Савиченко Д. Л., Гучетль С. З., Логинова Е. Д. Внутригенный ДНК-маркер для ПЦР в реальном времени, предназначенный для идентификации аллелей гена *NaOr7*, контролирующего устойчивость подсолнечника к расе *G* заразики (*Orobanchе cumanа* Wallr.): пат. RU 2851468 C1 / Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта». – 2025.

389. Савиченко Д. Л., Гучетль С. З., Логинова Е. Д. Система внутригенных ДНК-маркеров для детекции в растениях подсолнечника

доминантного и рецессивного аллелей гена *HaOr7*, контролирующего устойчивость к расе G заразихи (*Orobanchе сumana* Wallr.) : пат. RU 2830955 С1 / Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта». – 2024.

390. Савиченко, Д. Л. Разработка ДНК-маркеров признака устойчивости подсолнечника к расе G заразихи (*Orobanchе сumana* Wallr.) / Д. Л. Савиченко, С. З. Гучетль, Е. Д. Логинова // Масличные культуры. – 2023. – Вып. 1 (193). – С. 3–13. – DOI: 10.25230/2412-608%-2023-1-193-3-13.

391. Солдатов, К. И. Высокоолеиновый сорт подсолнечника Первенец / К. И. Солдатов, Л. К. Воскобойник, Л. Н. Харченко // Бюллетень научно-технических исследований по масличным культурам. – Краснодар, 1976. – Вып. 3. – С. 3–7.

392. Толмачёв, В. В. Генетический контроль пигментации семянки подсолнечника и его использование в селекции / В. В. Толмачёв // Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур. – 2005. – № 1 (132). – С. 24–30.

393. Толмачёв, В. В. Наследование разных типов ветвления у подсолнечника / В. В. Толмачёв, Н. Н. Толмачёва // Вісник Запорізького державного університету. – 2001. – № 2. – С. 1–3.

394. Толмачёв, В. В. Полиморфизм подсолнечника по признаку ветвления и его использование в селекции отцовских линий / В. В. Толмачёв, В. П. Наконечный, Е. В. Ведмедева // Селекція і насінництво. – 2009. – Вып. 97. – С. 181–188.

395. Тютюнников, Б. Н. Химия жиров / Б. Н. Тютюнников, Ф. Ф. Гладкий, З. И. Бухштаб. – М.: Колос, 1992. – 448 с.

396. Форпост масличной отрасли России. – 2012. – 524 с.

397. Хелдт, Г.-В. Биохимия растений / Г.-В. Хелдт; ред.: А. М. Носов, В. В. Чуб; пер. с нем. М. А. Брейгина [и др.]. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2011. – 471 с.

398. Чебанова, Ю. В. Гетерогенность среднеолеиновых линий подсолнечника НА421, НА422 и НА424 по содержанию олеиновой кислоты в масле семян / Ю. В. Чебанова, О. М. Борисенко // Сборник IX Всероссийской конференции с международным участием молодых учёных и специалистов «Актуальные вопросы биологии, селекции, технологии возделывания и переработки масличных и других технических культур» (21–22 февраля). – Краснодар, 2017. – С. 157–160.

399. Чебанова, Ю. В. Классификация генетической коллекции подсолнечника ВНИИМК на фенотипические классы по содержанию олеиновой кислоты / Ю. В. Чебанова, Я. Н. Демулин, О. М. Борисенко // Сборник материалов IV Международной научной конференции «Современное состояние, проблемы и перспективы развития аграрной науки» (Ялта, 9–13 сентября 2019 г.). – С. 213–214. – DOI: 10.33952/09.09.2019.101.

400. Чебанова, Ю. В. Наследование признака среднеолеиновости масла в семенах подсолнечника: дис. ... канд. биол. наук / Ю. В. Чебанова. – Краснодар, 2018. – URL: https://vniirice.ru/dis/chebanova_dis.pdf (дата обращения: 01.03.2026).

401. Щербаков, В. Г. Биохимия и товароведение масличного сырья / В. Г. Щербаков. – М.: Агропромиздат, 1991. – 304 с.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение А

Описание селекционных материнских линий подсолнечника по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений

Признак	Стадия учета	Индекс	Степень выраженности	БК101-вс	БК101-вс А	БК101-вс-зу	ЛГ56-вс	ЛГ56-вс А	ЛГ56-вс-зу	ЛГ57-вс	ЛГ57-вс А	БК1-вс-клп
1. Гипокотиль: антоциановая окраска	A2	1 9	отсутствует имеется	9	9	9	9	9	9	9	9	9
2. Гипокотиль: интенсивность антоциановой окраски	A2	3 5 7	слабая средняя сильная	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3. Лист: размер	E4	3 5 7	мелкий среднего размера крупный	5	5	5	5	5	5	5	5	5
4. Лист: зеленая окраска	E4	3 5 7	светлая средняя темная	5	5	5	5	7	7	3	3	5
5. Лист: пузырчатость	E4	1 3 5 7	отсутствует или очень слабая слабая средняя сильная	3	3	3	5	5	3	3	3	3
6. Лист: зубчатость	E4	1 3 5 7 9	единичная или очень мелкая мелкая средняя крупная очень крупная	7	7	7	3	3	5	3	3	3
7. Лист: форма поперечного сечения	E4	1 2 3 4 5	сильновогнутый вогнутый плоский выпуклый сильновыпуклый	2	2	2	2	2	4	3	3	2
8. Лист: форма верхушки	E4	1 2 3 4 5	ланцетовидная от ланцетовидной до узкотреугольной узко-треугольная от узкотреугольной до широкотреугольной широкотреугольная			4				3	3	2

			6 7 8 9	от широкотреугольной до остроконечной от широкотреугольной до округлой остроконечная округлая	6	6				7			
9.	Лист: размер ушек	E4	1 3 5 7 9	отсутствуют или очень маленькие маленькие среднего размера большие очень большие	7	7	7	7	7	7	3	3	5
10.	Лист: боковые крыльевидные сегменты	E4	1 2 3	отсутствуют или очень слабо выражены слабо выражены сильно выражены	1	1		2	2				1
11.	Лист: угол между самыми нижними боковыми жилками	E4	1 2 3	острый прямой или почти прямой тупой	1	1	1	2	2	2	2	2	1
12.	Лист: высота кончика пластинки относительно прикрепления черешка (на 2/3 высоты растения)	E4	3 5 7	низкая (ниже) средняя (на одном уровне) высокая (выше)	5	5	5	3	3	3	3	3	7
13.	Стебель: опушение в верхней части (последние 5 см)	F1	1 3 5 7 9	отсутствует или очень слабое слабое среднее сильное очень сильное	3	3	3				5	5	7
14.	Время цветения		1 3 5 7 9	очень раннее раннее среднее позднее очень позднее	3	3	3	5	5	5	3	3	5
15.	Язычковые цветки: плотность	F3.2	3 5 7	рыхлые средней плотности плотные	7	7	5	5	5	3	3	3	5
16.	Язычковый цветок: форма	F3.2	1 2 3 4	веретенообразный узкояйцевидный широкояйцевидный округлый	2	2	2	2	2		2	2	2
17.	Язычковый цветок: расположение	F3.2	1 2 3	плоское (в одной плоскости) скручен вдоль продольной оси волнистое	3	3	3	1	1	1	1	1	3

	(положение в пространстве)		4	сильно изогнутое к обратной стороне корзинки									
18.	Язычковый цветок: длина	F3.2	3 5 7	короткий средней длины длинный	5	5	5	5	5	3	5	5	5
19.	Язычковый цветок: окраска	F3.2	1 2 3 4 5 6 7 8	желтовато-белый светло-желтый желтый оранжево-желтый оранжевый пурпурный красно-коричневый многоцветный	3	3	3	3	3	3	3	3	3
20.	Трубчатый цветок: окраска	F3.2	1 2 3	желтый оранжевый пурпурный	1	1	1	2	2	2	2	2	2
21.	Трубчатый цветок: антоциановая окраска рыльца	F3.2	1 9	отсутствует имеется	1	1	1	1	1	1	1	1	1
22.	Трубчатый цветок: интенсивность антоциановой окраски	F3.2	3 5 7	слабая средняя сильная									
23.	Трубчатый цветок: образование пыльца	F3.2	1 9	отсутствует имеется	9	1	9	9	1	9	9	1	9
24.	Листочек обертки: форма	F3.2	1 2 3	явно удлиненный не явно удлиненный и не явно округлый явно округлый	3	3	2	2	2	2	2	2	1
25.	Листочек обертки: длина кончика	F3.2	3 5 7 9	короткий средней длины длинный очень длинный	5	5	5	5	5	5	3	3	7
26.	Листочек обертки: зеленая окраска внешней стороны	F3.2	3 5 7	светлая средняя темная	5	5	5	5	5	5	5	5	5
27.	Листочек обертки: положение по отношению к корзинке	M0	1 2 3	не охватывает или очень слабо охватывает слабо охватывает сильно охватывает	1	1	2	1	1	1	3	3	2
28.	Растение: высота (при созревании)	M0	1 3 5	очень низкое низкое средней высоты	5	5	5	5	5	5	3	3	5

			7	высокое									
29.	Растение: ветвление	M0-M2	1 9	отсутствует имеется	1	1	1	1	1	1	1	1	1
30.	Растение: тип ветвления	M0-M2	1 2 3 4 5	только у основания преимущественно у основания полностью ветвистое преимущественно верхушечное только верхушечное	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31.	Растение: естественное положение наивысшей боковой корзинки к центральной корзинке	M0-M2	1 2 3	ниже на одном уровне выше	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32.	Корзинка: положение	M3	1 2 3 4 5 6 7 8 9	горизонтальная наклоненная вертикальная полуповернутая вниз с прямым стеблем полуповернутая вниз с изогнутым стеблем повернутая вниз с прямым стеблем повернутая вниз с изогнутым стеблем повернутая вниз с сильноизогнутым стеблем обратновывернутая	3	3	6	5	5	4	4	4	4
33.	Корзинка: размер	M3	3 5 7	маленькая среднего размера большая	5	5	5	5	5	5	5	5	5
34.	Корзинка: форма семенной стороны	M3	1 2 3 4 5 6	сильновогнутая слабовогнутая плоская слабовыпуклая сильновыпуклая деформированная	2	2	3	6	6	5	3	3	3
35.	Семянка: размер	M4	3 5 7 9	маленькая среднего размера большая очень большая	5	5	5	7	7	5	3	3	5
36.	Семянка: форма	M4	1 2 3 4	удлиненная узкойцевидная широкойцевидная округлая	1	1	3	3	3	3	3	3	2
37.	Семянка: толщина относительно ширины	M4	3 5	тонкая средней толщины	5	5	5	5	5	5	5	5	5

			7	толстая									
38.	Семянка: основная окраска	M4	1	белая									
			2	беловато-серая									
			3	серая									
			4	светло-коричневая									
			5	коричневая									
			6	темно-коричневая									
			7	черная	7	7	7	7	7	7	7	7	7
			8	пурпурная									
39.	Семянка: краевые полосы	M4	1	отсутствуют или очень слабо выражены	1	1	1	1	1	1	1		
			2	слабо выражены									
			3	сильно выражены									
40.	Семянка: полосы между краями	M4	1	отсутствуют или очень слабо выражены	1	1	1	1	1	1	1	1	
			2	слабо выражены									
			3	сильно выражены									3
41.	Семянка: окраска полосок	M4	1	белые									
			2	серые									
			3	коричневые									2
			4	черные									
42.	Семянка: пятна на семенной кожуре	M4	1	отсутствует	1	1	1	1	1	1	1	1	1
			9	имеется									

Примечание:

Прорастание (A)

A2 Развертывание семядолей и видна первая пара листьев.

Фаза цветочного бутона (E)

E1 Появление цветковой почки, тесно прикрепленной в середине молодых листьев: стадия звездной почки.

E2 Почка отделяется от листовой короны, прицветник явно отличим от листьев. Диаметр изменяется от 0,5 до 2,0 см.

E4 Почка явно свободна от листьев, диаметр изменяется от 5 до 8 см, она остаётся горизонтальной. Одна часть прицветников развернута.

Цветение (F)

F1 Цветковая почка изгибается; язычковые цветки за пределами диска.

F3.2 Три наиболее внешних ряда трубчатых цветков имеют видимые и отделенные пыльники и их развернутые рыльца.

Созревание (M)

M0 Опадание трубчатых цветков. Задняя часть корзинки все ещё зеленая.

M2 Задняя часть корзинки желтая. Прицветники на 3/4 коричневые. Влажность семян примерно от 20 до 25%.

M3 Задняя часть корзинки мраморно-коричневая. Прицветники коричневые. Стебель усыхает. Влажность семян около 15%.

M4 Все органы растения темно-коричневые. Влажность семян около 10%.

Приложение Б

Описание селекционных отцовских линий подсолнечника по форме RTG/0081/2 Госкомиссии РФ по испытанию и охране селекционных достижений

Признак		Стадия учета	Индекс	Степень выраженности	ВК305-вс	ЛГ58-вс	ЛГ59-вс	ВК32-13-вс-ими
1.	Гипокотиль: антоциановая окраска	A2	1 9	отсутствует имеется	9	9	9	9
2.	Гипокотиль: интенсивность антоциановой окраски	A2	3 5 7	слабая средняя сильная	5	3	3	5
3.	Лист: размер	E4	3 5 7	мелкий среднего размера крупный	5	5	5	3
4.	Лист: зеленая окраска	E4	3 5 7	светлая средняя темная	5	5	5	5
5.	Лист: пузырчатость	E4	1 3 5 7	отсутствует или очень слабая слабая средняя сильная	3	3	3	5
6.	Лист: зубчатость	E4	1 3 5 7 9	единичная или очень мелкая мелкая средняя крупная очень крупная	5	3	5	5
7.	Лист: форма поперечного сечения	E4	1 2 3 4 5	сильновогнутый вогнутый плоский выпуклый сильновыпуклый	2	2	2	1
8.	Лист: форма верхушки	E4	1 2 3 4 5 6 7	ланцетовидная от ланцетовидной до узкотреугольной узко-треугольная от узкотреугольной до широкотреугольной широкотреугольная от широкотреугольной до остроконечной от широкотреугольной до округлой	5	5	7	

			8 9	остроконечная округлая				9
9.	Лист: размер ушек	E4	1 3 5 7 9	отсутствуют или очень маленькие маленькие среднего размера большие очень большие	5	7	3	5
10.	Лист: боковые крыльевидные сегменты	E4	1 2 3	отсутствуют или очень слабо выражены слабо выражены сильно выражены	1	1	1	1
11.	Лист: угол между самыми нижними боковыми жилками	E4	1 2 3	острый прямой или почти прямой тупой	2	2	1	2
12.	Лист: высота кончика пластинки относительно прикрепления черешка (на 2/3 высоты растения)	E4	3 5 7	низкая (ниже) средняя (на одном уровне) высокая (выше)	5	3	5	3
13.	Стебель: опушение в верхней части (последние 5 см)	F1	1 3 5 7 9	отсутствует или очень слабое слабое среднее сильное очень сильное	5	5	3	5
14.	Время цветения		1 3 5 7 9	очень раннее раннее среднее позднее очень позднее	5	3	5	3
15.	Язычковые цветки: плотность	F3.2	3 5 7	рыхлые средней плотности плотные	3	7	5	3
16.	Язычковый цветок: форма	F3.2	1 2 3 4	веретенообразный узкояйцевидный широкояйцевидный округлый	1	3	2	2
17.	Язычковый цветок: расположение (положение в пространстве)	F3.2	1 2 3 4	плоское (в одной плоскости) скручен вдоль продольной оси волнистое сильно изогнутое к обратной стороне корзинки	4	3	1	1
18.	Язычковый цветок: длина	F3.2	3 5 7	короткий средней длины длинный	7	5	7	5

19.	Язычковый цветок: окраска	F3.2	1 2 3 4 5 6 7 8	желтовато-белый светло-желтый желтый оранжево-желтый оранжевый пурпурный красно-коричневый многоцветный	3	3	3	3
20.	Трубчатый цветок: окраска	F3.2	1 2 3	желтый оранжевый пурпурный	2	2	2	2
21.	Трубчатый цветок: антоциановая окраска рыльца	F3.2	1 9	отсутствует имеется	1	1	9	9
22.	Трубчатый цветок: интенсивность антоциановой окраски	F3.2	3 5 7	слабая средняя сильная	-	-	3	3
23.	Трубчатый цветок: образование пыльца	F3.2	1 9	отсутствует имеется	9	9	9	9
24.	Листочек обертки: форма	F3.2	1 2 3	явно удлиненный не явно удлиненный и не явно округлый явно округлый	1	1	2	2
25.	Листочек обертки: длина кончика	F3.2	3 5 7 9	короткий средней длины длинный очень длинный	5	7	5	5
26.	Листочек обертки: зеленая окраска внешней стороны	F3.2	3 5 7	светлая средняя темная	5	3	5	3
27.	Листочек обертки: положение по отношению к корзинке	M0	1 2 3	не охватывает или очень слабо охватывает слабо охватывает сильно охватывает	1	1	2	1
28.	Растение: высота (при созревании)	M0	1 3 5 7	очень низкое низкое средней высоты высокое	5	5	5	3
29.	Растение: ветвление (исключая ветвление, обусловленное влиянием окружающей среды)	M0-M2	1 9	отсутствует имеется	9	9	9	
30.	Растение: тип ветвления (как для 29)	M0-M2	1 2	только у основания преимущественно у основания				

			3 4 5	полностью ветвистое преимущественно верхушечное только верхушечное	4	4	3	4
31.	Растение: естественное положение наивысшей боковой корзинки к центральной корзинке	M0-M2	1 2 3	ниже на одном уровне выше	2	3	3	1
32.	Корзинка: положение	M3	1 2 3 4 5 6 7 8 9	горизонтальная наклоненная вертикальная полуповернутая вниз с прямым стеблем полуповернутая вниз с изогнутым стеблем повернутая вниз с прямым стеблем повернутая вниз с изогнутым стеблем повернутая вниз с сильноизогнутым стеблем обратновывернутая	4	6	6	3
33.	Корзинка: размер	M3	3 5 7	маленькая среднего размера большая	5	3	3	3
34.	Корзинка: форма семенной стороны	M3	1 2 3 4 5 6	сильновогнутая слабовогнутая плоская слабовыпуклая сильновыпуклая деформированная	5	6	6	4
35.	Семянка: размер	M4	3 5 7 9	маленькая среднего размера большая очень большая	5	5	3	5
36.	Семянка: форма	M4	1 2 3 4	удлиненная узкойцевидная широкойцевидная округлая	1	3	1	3
37.	Семянка: толщина относительно ширины	M4	3 5 7	тонкая средней толщины толстая	5	5	5	5
38.	Семянка: основная окраска	M4	1 2 3 4	белая беловато-серая серая светло-коричневая				3

			5	коричневая				
			6	темно-коричневая				
			7	черная	7	7	7	
			8	пурпурная				
39.	Семянка: краевые полосы	M4	1	отсутствуют или очень слабо выражены	1			1
			2	слабо выражены		3	3	
			3	сильно выражены				
40.	Семянка: полосы между краями	M4	1	отсутствуют или очень слабо выражены	1			1
			2	слабо выражены		3	3	
			3	сильно выражены				
41.	Семянка: окраска полосок	M4	1	белые		2	2	
			2	серые	-			-
			3	коричневые				
			4	черные				
42.	Семянка: пятна на семенной кожуре	M4	1	отсутствует	1	1	1	1
			9	имеется				

Приложение В

Родословные отбора при создании линий-доноров высокостеариновости

Линия	Поколение	Год выращивания	Содержание жирных кислот в средней пробе семян (25 шт.), %									
			C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0
ЛГ31	I ₅	2020	4,82	0,03	18,96	70,42	1,93	0,14	1,48	0,11	1,87	0,25
	I ₆	2021	5,06	0,02	19,03	71,26	1,32	0,07	1,42	0,08	1,56	0,19
	I ₇	2022	4,63	0,03	15,84	73,70	2,06	0,11	1,34	0,08	1,83	0,38
	I ₈	2023	5,28	0,06	14,43	74,56	1,86	0,12	1,36	0,13	1,94	0,27
ЛГ32	I ₅	2020	6,26	0,04	19,11	53,23	17,15	0,29	1,53	0,15	1,87	0,39
	I ₆	2021	5,19	0,02	17,98	71,65	1,28	0,21	1,38	0,07	1,92	0,30
	I ₇	2022	5,44	0,03	18,62	70,00	1,88	0,20	1,56	0,07	1,92	0,29
	I ₈	2023	6,35	0,08	19,89	66,70	1,86	0,19	1,74	0,10	2,69	0,38
ЛГ33	I ₅	2020	5,86	0,02	23,78	10,99	56,74	0,13	1,20	0,07	1,00	0,22
	I ₆	2021	5,92	0,02	21,93	19,19	50,25	0,09	1,15	0,05	1,20	0,21
	I ₇	2022	5,85	0,02	22,24	17,23	52,22	0,07	1,12	0,04	1,08	0,15
	I ₈	2023	6,80	0,04	20,99	15,61	53,61	0,13	1,24	0,05	1,33	0,21
ЛГ35	I _n	2020	5,57	0,07	12,24	42,91	37,01	0,06	0,71	0,07	1,17	0,20
	I _n	2021	6,97	0,18	9,64	38,97	42,22	0,06	0,60	0,08	1,07	0,21
	I _n	2022	5,26	0,05	14,08	45,83	32,50	0,06	0,77	0,06	1,22	0,19
ЛГ34	I ₅	2022	5,70	0,03	20,71	63,15	6,10	0,10	1,56	0,06	2,31	0,30
	I ₆	2023	6,03	0,04	19,19	65,65	4,89	0,11	1,61	0,06	2,11	0,32
	I ₇	2024	5,77	0,04	17,81	69,05	2,96	0,13	1,49	0,09	2,36	0,31
	I ₈	2025	6,3	0,1	21,2	64,3	2,7	0,1	1,9	0,1	3,0	0,5
ЛГ36	I ₅	2022	5,58	0,02	20,42	64,12	5,33	0,12	1,60	0,06	2,40	0,34
	I ₆	2023	5,98	0,04	20,10	66,20	3,06	0,14	1,71	0,09	2,36	0,32
	I ₇	2024	4,50	0,01	22,36	64,84	2,98	0,11	1,97	0,14	2,69	0,40
	I ₈	2025	4,59	0,02	22,04	65,71	2,45	0,14	1,85	0,16	2,65	0,38
ЛГ37	I ₅	2022	5,76	0,02	23,38	60,64	5,34	0,14	1,76	0,06	2,60	0,30
	I ₆	2023	6,89	0,06	20,98	62,66	4,21	0,16	1,82	0,06	2,79	0,38
	I ₇	2024	6,34	0,04	20,49	64,27	3,87	0,17	1,84	0,09	2,54	0,36
	I ₈	2025	6,48	0,03	21,73	63,18	2,83	0,16	2,00	0,07	3,07	0,44
ЛГ38	I ₅	2022	5,91	0,03	21,05	66,69	2,58	0,11	1,58	0,06	1,78	0,21
	I ₆	2023	6,16	0,05	21,68	65,49	1,93	0,11	1,81	0,06	2,47	0,24
	I ₇	2024	5,77	0,07	17,68	71,27	1,49	0,12	1,51	0,12	1,71	0,27
	I ₈	2025	5,90	0,04	21,14	66,87	1,49	0,14	1,81	0,08	2,23	0,29

Приложение Г

Жирнокислотный состав отдельных семян линий-доноров

высокостеариновости

Линия	Поколение	Год выращивани я	Среднее значение (n=10), %									
			C16: 0	C16: 1	C18: 0	C18: 1	C18: 2	C18: 3	C20: 0	C20: 1	C22: 0	C24: 0
ЛГ31	I ₅	2020	4,82	0,03	18,96	70,42	1,93	0,14	1,48	0,11	1,87	0,25
	I ₆	2021	5,06	0,02	19,03	71,26	1,32	0,07	1,42	0,08	1,56	0,19
	I ₇	2022	4,63	0,03	15,84	73,70	2,06	0,11	1,34	0,08	1,83	0,38
	I ₈	2023	5,28	0,06	14,43	74,56	1,86	0,12	1,36	0,13	1,94	0,27
	I ₉	2024	5,29	0,06	13,60	75,37	2,02	0,14	1,32	0,21	1,74	0,26
ЛГ32	I ₅	2020	6,26	0,04	19,11	53,23	17,15	0,29	1,53	0,15	1,87	0,39
	I ₆	2021	5,19	0,02	17,98	71,65	1,28	0,21	1,38	0,07	1,92	0,30
	I ₇	2022	5,44	0,03	18,62	70,00	1,88	0,20	1,56	0,07	1,92	0,29
	I ₈	2023	6,35	0,08	19,89	66,70	1,86	0,19	1,74	0,10	2,69	0,38
	I ₉	2024	5,74	0,04	17,12	70,99	1,69	0,26	1,64	0,27	1,94	0,31
ЛГ33	I ₅	2020	5,86	0,02	23,78	10,99	56,74	0,13	1,20	0,07	1,00	0,22
	I ₆	2021	5,92	0,02	21,93	19,19	50,25	0,09	1,15	0,05	1,20	0,21
	I ₇	2022	5,85	0,02	22,24	17,23	52,22	0,07	1,12	0,04	1,08	0,15
	I ₈	2023	6,80	0,04	20,99	15,61	53,61	0,13	1,24	0,05	1,33	0,21
	I ₉	2024	6,80	0,03	24,15	13,55	52,43	0,10	1,38	0,12	1,26	0,20
ЛГ34	I ₅	2022	6,40	0,09	21,07	61,79	5,65	0,16	1,76	0,08	2,57	0,44
	I ₆	2023	6,16	0,05	18,95	65,89	3,98	0,13	1,66	0,08	2,70	0,41
	I ₇	2024	5,77	0,04	17,81	69,05	2,96	0,13	1,49	0,09	2,36	0,31
	I ₈	2025	6,33	0,03	20,89	64,48	2,67	0,12	1,86	0,20	2,98	0,45
ЛГ35	I _n	2020	5,57	0,07	12,24	42,91	37,01	0,06	0,71	0,07	1,17	0,20
	I _n	2021	6,97	0,18	9,64	38,97	42,22	0,06	0,60	0,08	1,07	0,21
	I _n	2022	5,26	0,05	14,08	45,83	32,50	0,06	0,77	0,06	1,22	0,19
	I _n	2025	7,63	0,16	13,16	41,01	34,77	0,08	1,06	0,10	1,67	0,38
ЛГ36	I ₅	2022	6,36	0,06	21,20	62,76	4,33	0,15	1,81	0,12	2,78	0,43
	I ₆	2023	5,95	0,04	19,65	66,18	3,47	0,13	1,68	0,09	2,46	0,35
	I ₇	2024	5,83	0,03	19,08	68,07	2,51	0,13	1,61	0,10	2,37	0,27
	I ₈	2025	4,44	0,03	22,59	65,17	2,64	0,15	1,86	0,12	2,65	0,37
ЛГ37	I ₅	2022	6,51	0,05	23,73	58,88	5,00	0,18	2,07	0,12	3,08	0,40
	I ₆	2023	6,94	0,06	21,69	60,59	5,10	0,15	1,91	0,08	3,08	0,39
	I ₇	2024	6,44	0,04	19,74	65,70	3,22	0,12	1,68	0,08	2,71	0,29
	I ₈	2025	6,07	0,04	20,53	64,68	3,59	0,14	1,76	0,11	2,72	0,37
ЛГ38	I ₆	2023	6,25	0,05	20,77	65,80	2,24	0,16	1,83	0,12	2,49	0,31
	I ₇	2024	6,19	0,04	20,48	67,05	1,93	0,13	1,76	0,23	1,94	0,26
	I ₈	2025	6,07	0,04	20,92	64,68	3,30	0,14	1,80	0,11	2,61	0,33
ВК1-клп Б (St)	I _n	2022	3,73	0,20	2,80	89,38	2,06	0,06	0,31	0,21	0,94	0,32
	I _n	2023	4,23	0,15	3,82	87,88	1,48	0,06	0,43	0,31	1,23	0,41
	I _n	2024	4,07	0,21	2,51	87,95	3,24	0,12	0,31	0,36	0,85	0,39
	I _n	2025	4,50	0,20	3,30	88,20	1,54	0,06	0,35	0,30	1,18	0,38

Приложение Д

Фотографии морфологических признаков линий-доноров высокого содержания стеариновой кислоты и селекционных высокостеариновых линий подсолнечника



ЛГ32



ЛГ34



ЛГ35



ЛГ36

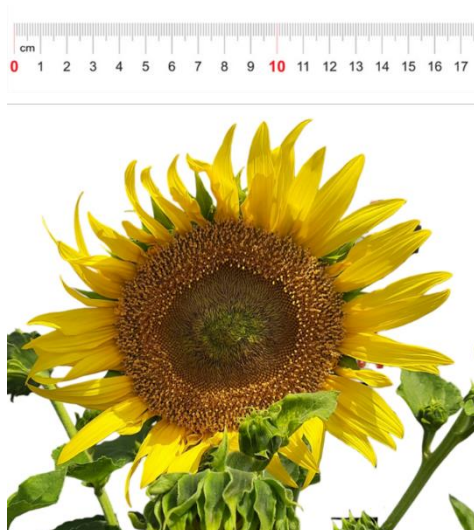


ЛГ37



ЛГ38

Рисунок Д1 – Растения линий-доноров в стадии технической спелости



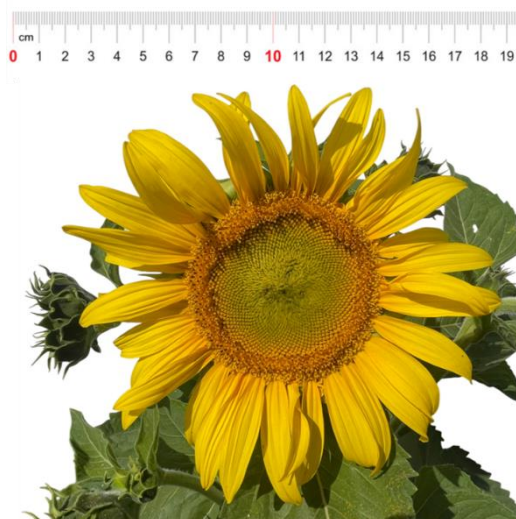
ЛГ32



ЛГ34



ЛГ35



ЛГ36



ЛГ37



ЛГ38

Рисунок Д2 – Соцветие линий-доноров



ЛГ32



ЛГ34



ЛГ35



ЛГ36



ЛГ37



ЛГ38

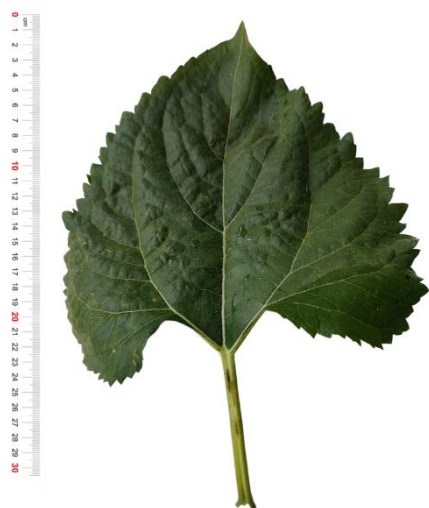
Рисунок Д3 – Корзинка линий-доноров в стадии технической спелости



ЛГ32



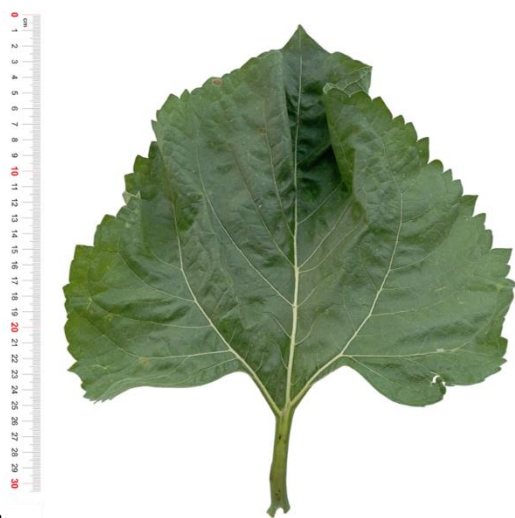
ЛГ34



ЛГ35



ЛГ36



ЛГ37



ЛГ38

В

Рисунок Д4 – Лист линий-доноров



BK101-BC



BK101-BC-ZU



BK1-BC-KLP



ЛГ56-BC



ЛГ56-BC-ZU



ЛГ57-BC

Рисунок Д5 – Растения материнских селекционных линий



BK101-BC



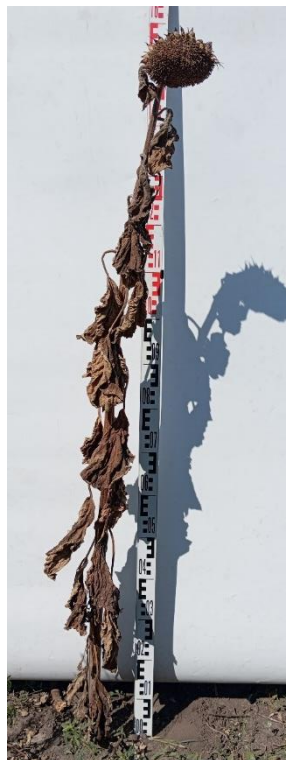
BK101-BC-3У



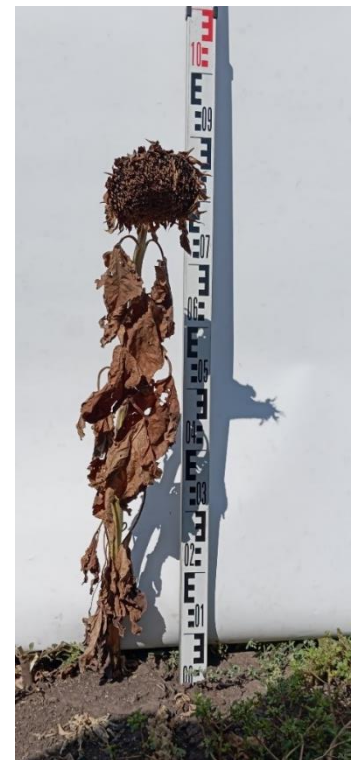
BK1-BC-KLP



ЛГ56-BC



ЛГ56-BC-3У



ЛГ57-BC

Рисунок Д6 – Растения материнских селекционных линий в стадии технической спелости



BK101-BC



BK101-BC-ZU



BK1-BC-KLP



LG57-BC



LG56-BC



LG56-BC-ZU

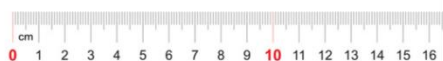
Рисунок Д7 – Соцветие материнских селекционных линий



BK101-вс



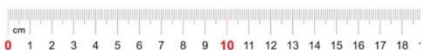
BK101-вс-зу



BK1-вс-клп



ЛГ57-вс



ЛГ56-вс



ЛГ56-вс-зу

Рисунок Д8 – Корзинка в стадии технической спелости материнских селекционных линий



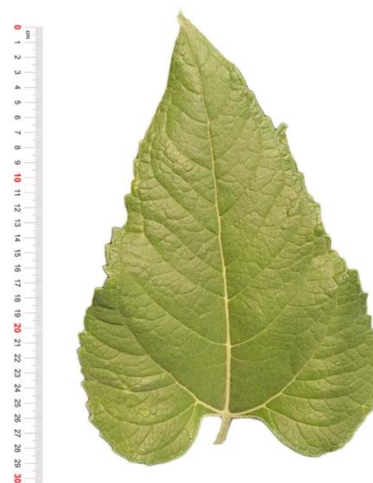
BK101-BC



BK101-BC-3y



BK1-BC-KLP



LG57-BC



LG56-BC



LG56-BC-3y

Рисунок Д9 – Листья материнских селекционных линий



БК305-ВС



ЛГ58-ВС



ЛГ59-ВС



БК32-13-ВС-ИМИ

Рисунок Д10 – Растения отцовских селекционных линий



BK305-BC



ЛГ58-BC

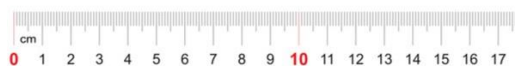


ЛГ59-BC



BK32-13-BC-IMI

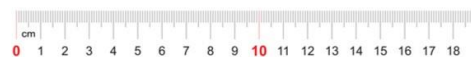
Рисунок Д11 – Растения отцовских селекционных линий в стадии
технической спелости



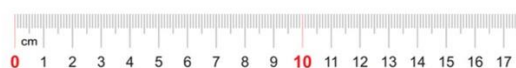
BK305-BC



ЛГ58-BC

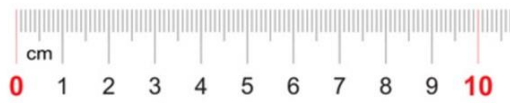


ЛГ59-BC

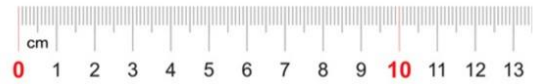


BK32-13-BC-IMI

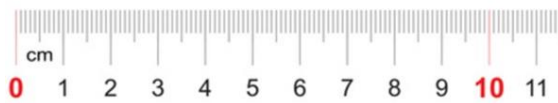
Рисунок Д12 – Соцветие отцовских селекционных линий



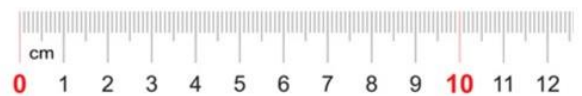
BK305-BC



ЛГ58-BC

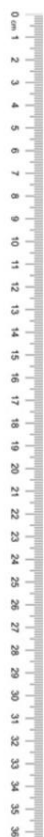


ЛГ59-BC



BK32-13-BC-IMI

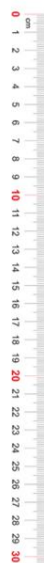
Рисунок Д13 – Корзинка в стадии технической спелости отцовских
селекционных линий



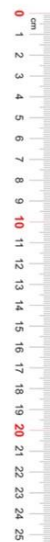
BK305-BC



ЛГ58-BC



ЛГ59-BC



BK32-13-BC-IMI

Рисунок Д14 – Листья отцовских селекционных линий

Приложение Е

Результаты сортоиспытания гибридных комбинаций с участием линий-доноров
в качестве отцовского компонента

Генотип	Период от всходов до физиологической спелости, дни			БУ, т/га			СК, %	ОК, %	ЛК, %	Масличность, %			Масса 1000 семянков, г			Лузжистость, %			Высота растения, см			Диаметр корзинки, см		
	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2025	2025	2025	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года	2024	2025	$\bar{x}$ за 2 года
Стеарин (st)	102	98	100	3,1	3,4	3,3	15,4	68,2	6,9	46,6	44,5	45,6	60	60	60	22	23	23	154	177	165	19	23	21
ВК101-вс А × ЛГ34	101	102	102	2,4	3,5	3,0	14,5	74,1	2,2	37,4	38,1	37,8	54	60	57	26	24	25	147	194	170	18	22	20
ВК101-вс А × ЛГ38	100	97	99	3,7	3,6	3,6	12,2	76,7	2,4	39,3	40,1	39,7	49	52	50	25	24	25	111	149	130	22	23	23
ЛГ56-вс А × №1194	102	102	102	3,3	3,3	3,3	14,5	74,9	1,6	44,0	40,6	42,3	46	55	51	22	26	24	135	168	152	17	24	21
ЛГ56-вс А × ЛГ34	101	101	101	2,3	4,1	3,2	14,6	72,6	4,0	40,3	36,9	38,6	53	74	64	26	28	27	136	183	159	17	20	18
ЛГ56-вс А × ЛГ36	97	101	99	2,5	3,7	3,1	15,5	72,9	3,4	40,9	37,1	39,0	53	76	64	27	28	27	125	187	156	17	21	19
ЛГ56-вс А × ЛГ37	-	101	101	-	3,2	3,2	8,0	80,4	4,0	-	32,4	32,4	-	68	68	-	30	30	-	183	183	-	22	22
ЛГ57-вс А × ЛГ34	103	102	103	2,8	3,4	3,1	18,3	65,4	6,2	42,1	39,6	40,8	54	62	58	23	24	23	127	156	141	20	23	21
ЛГ57-вс А × ЛГ36	-	102	102	-	3,3	3,3	17,2	68,1	5,3	-	40,2	40,2	-	60	60	-	24	24	-	166	166	-	23	23
ЛГ57-вс А × ЛГ37	-	101	101	-	3,4	3,4	16,9	69,5	4,1	-	35,1	35,1	-	64	64	-	28	28	-	146	146	-	25	25
НСР ₀₅				0,7	0,7														7	7		2	2	

Приложение Ж

Схема отбора линий-доноров высокого содержания насыщенных жирных кислот подсолнечника (%)

2022 г. Поколение I ₂ F ₁					2023 г. Поколение I ₃ F ₁					2024 г. I ₄ F ₁					2025 г. I ₅ F ₁														
Образец	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2	Образец	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2	Σ НЖК	Образец	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2	Σ НЖК	Образец	C16:0	C18:0	C18:1	C18:2	Σ НЖК							
№6	15,8	14,2	6,7	60,4	1170p1	14,4	13,5	16,5	52,0	27,9	124p1	19,7	16,1	13,3	46,8	39,2	380p1	15,6	18,4	11,6	50,8	37,2							
											124p2	12,4	15,1	19,9	48,8	30,8	380p2	19,1	11,3	10,1	56,2	32,9							
											124p3	12,2	9,7	12,4	62,9	24,2	381/1p1	14,2	12,1	15,9	54,5	29,0							
											124p4	14,6	17,1	13,7	51,1	34,9		381/1p2	18,9	7,9	10,3	59,6	28,8						
											124p5	12,0	12,3	13,6	58,8	27,0		381/1p4	19,7	12,7	10,1	54,0	35,1						
																	381/1p5	16,0	10,0	11,1	60,1	28,0							
																	1170p2	12,2	9,7	12,4	62,9	31,6	125p1	13,1	13,6	16,0	54,1	29,5	383/1p1
											125p2	11,3	14,7	17,6	53,4	28,7							383/1p2	15,9	14,2	13,6	52,7	33,1	
											125p2/1	12,5	15,4	15,8	53,0	30,8							383/1p5	14,2	14,8	14,1	53,4	32,0	
											125p3	16,7	12,4	12,2	55,4	31,9							383/2p1	13,3	16,6	16,5	50,3	32,8	
											125p4	10,8	15,4	16,1	54,4	29,2							383/2p2	9,8	17,3	18,2	51,4	30,1	
																							383/2p3	12,6	16,3	18,5	49,4	31,8	
					125p5	14,0	14,7	15,8	52,3	31,6	383/2p4	11,6	14,8	16,7	53,6	29,3													
					1170p3	14,6	17,1	13,7	51,1	34,1	126p1	19,1	13,2	15,4	48,5	35,6							383/2p5	11,5	15,2	15,1	55,0	29,5	
											126p2	19,6	10,0	12,6	53,8	32,6							381/2p1	17,8	13,5	17,3	47,7	34,5	
																							381/2p4	16,4	11,4	16,9	51,6	31,0	
																							381/2p5	17,5	14,2	15,4	49,1	34,9	
											126p3	16,0	16,4	12,3	50,7	36,3							381/2p6	20,7	13,0	10,5	51,9	37,0	
											126p4	19,0	13,2	13,2	50,7	35,5	382p1	21,0	14,3	15,2	45,5	38,8							
											126p5	18,5	13,4	15,3	49,0	35,0		382p2	14,6	11,9	14,2	55,6	29,6						
											1170p4	12,0	12,3	13,6	58,8	34,8		127p1	12,5	15,0	10,5	59,5	29,6	384/1p1	18,5	5,4	8,6	64,1	25,7
											1170p5	13,1	13,6	16,0	54,1	34,9	128p1	20,7	11,7	7,7	56,3	35,1	384/1p2		20,9	11,3	11,7	52,6	34,9
																							384/1p3		19,9	14,0	11,1	51,2	37,0
																							384/1p4		18,4	12,5	10,7	55,2	33,5
																							384/1p5		17,1	15,0	14,1	50,2	35,3

Продолжение приложения Ж

[illegible]

Продолжение приложения Ж

		134p4 14,9 16,4 11,5 54,1 34,0						387/2p1 14,6 15,5 14,6 51,9 33,0
								387/2p2 20,4 11,8 11,4 52,9 34,9
								387/2p3 15,1 11,8 13,7 56,2 29,45
								387/2p4 8,7 15,5 16,1 56,7 26,93
								387/2p5 18,5 12,1 12,4 53,6 33,4
		134p5 9,0 19,1 16,3 52,6 30,9						
№8 7,2 17,4 14,8 57,9	1171p10	18,5	13,4	15,3	49,0	27,0		
	1172p1	12,4	15,1	19,9	48,8	25,6		
	1172p2	12,2	9,7	12,4	62,9	23,7		
	1172p3	14,6	17,1	13,7	51,1	27,9		
	1172p4	12,0	12,3	13,6	58,8	24,9		
	1172p5	13,1	13,6	16,0	54,1	24,1		

Приложение 3

Жирнокислотный состав масла семян линий биохимической коллекции подсолнечника ВНИИМК

Линия	Содержание жирной кислоты в масле семян, %										Сумма насыщенных жирных кислот, %
	C16:0	C16:1	C18:0	C18:1	C18:2	C18:3	C20:0	C20:1	C22:0	C24:0	
ЛГ53	20,68	0,73	11,69	7,73	56,32	0,09	0,94	0,06	1,44	0,31	35,06
ЛГ51	20,65	0,50	12,97	10,45	51,85	0,08	1,05	0,14	1,85	0,47	36,99
ЛГ52	15,57	0,32	18,36	11,56	50,84	0,08	1,23	0,04	1,59	0,42	37,17
ЛГ33	6,77	0,03	20,51	13,13	56,93	0,12	1,21	0,08	1,06	0,19	29,73
ЛГ55	16,48	0,28	17,76	13,89	47,79	0,07	1,41	0,03	1,93	0,36	37,94
ВК850	27,65	5,43	1,44	13,95	49,99	0,11	0,20	0,05	0,88	0,30	30,47
К3159	7,90	0,27	1,86	17,84	71,10	0,08	0,17	0,11	0,43	0,24	10,60
ЛГ54	12,69	0,19	18,98	20,64	44,22	0,04	1,28	0,06	1,59	0,32	34,86
ЛД102	7,09	0,10	2,65	26,94	61,88	0,07	0,23	0,16	0,54	0,33	10,84
К235	8,56	0,17	2,26	28,02	58,46	0,11	0,27	0,14	1,18	0,47	12,74
КГ115	5,97	0,07	6,36	28,44	56,94	0,06	0,38	0,11	1,41	0,26	14,38
RIL200	6,42	0,09	2,27	31,00	58,95	0,05	0,18	0,15	0,52	0,09	9,48
ВК580	5,63	0,07	2,04	31,18	59,90	0,05	0,17	0,16	0,53	0,25	8,63
К225-1	5,94	0,09	3,72	33,22	55,48	0,05	0,30	0,16	0,78	0,26	11,00
ВК101	6,38	0,10	5,30	33,23	53,16	0,06	0,39	0,12	0,94	0,32	13,33
Л2543	5,71	0,11	2,54	34,63	55,99	0,04	0,17	0,10	0,53	0,19	9,14
КГ19	6,26	0,10	4,56	36,36	49,54	0,08	0,40	0,13	2,21	0,37	13,80
К 2058	6,19	0,12	3,12	37,01	51,66	0,07	0,27	0,16	1,15	0,26	10,99
RHA450	7,03	0,20	3,10	38,23	49,01	0,06	0,25	0,13	1,68	0,30	12,36
К578	5,98	0,12	3,13	41,58	47,52	0,05	0,26	0,13	0,90	0,33	10,60
ВК276	6,32	0,10	10,41	41,68	39,35	0,05	0,61	0,07	1,19	0,22	18,75
Z1064	8,28	0,10	5,57	44,78	38,95	0,06	0,52	0,14	1,24	0,37	15,98
К 2257-3	6,40	0,12	4,55	44,96	42,10	0,07	0,35	0,10	1,09	0,26	12,65
ВК305	6,15	0,10	3,69	45,63	43,18	0,04	0,25	0,10	0,65	0,22	10,96
ЛГ35	5,26	0,05	14,08	45,83	32,50	0,06	0,77	0,06	1,22	0,19	21,51
ВК1-ими А	5,50	0,10	3,01	46,91	43,05	0,06	0,26	0,13	0,78	0,22	9,77
К3619	6,26	0,13	4,98	47,07	38,94	0,07	0,49	0,14	1,33	0,59	13,65
ВК101-зу	6,28	0,12	4,67	48,36	39,01	0,02	0,34	0,12	0,86	0,24	12,39
ВК 416	5,95	0,08	4,95	49,63	37,88	0,02	0,31	0,08	0,82	0,28	12,31
Л7247	5,11	0,06	3,70	49,65	39,98	0,04	0,28	0,12	0,71	0,35	10,15
ВА760-ор	3,79	0,03	5,90	50,22	38,43	0,04	0,34	0,19	0,81	0,25	11,09
К1587	6,35	0,10	3,64	50,28	38,22	0,06	0,27	0,10	0,73	0,23	11,22
МВГ-3	4,50	0,05	6,18	53,00	34,36	0,04	0,46	0,11	1,01	0,28	12,43
И613033	6,00	0,09	5,14	58,46	27,82	0,07	0,47	0,16	1,33	0,46	13,40
ВК678 Б	5,62	0,06	4,53	60,10	28,04	0,01	0,37	0,12	0,84	0,31	11,67
ВК876НР	28,43	3,68	1,85	61,40	2,32	0,09	0,39	0,21	1,14	0,49	32,30
МВГ-8	5,26	0,07	5,99	62,69	24,44	0,02	0,39	0,09	0,80	0,24	12,68
RIL100	4,84	0,06	2,41	63,89	27,43	0,06	0,22	0,20	0,61	0,27	8,35
ЛГ37	6,34	0,04	20,49	64,27	3,87	0,17	1,84	0,09	2,54	0,36	31,57
ЛГ36	4,50	0,01	22,36	64,84	2,98	0,11	1,97	0,14	2,69	0,40	31,92

Продолжение приложения 3

ЛГ27	3,95	0,03	4,51	66,26	23,14	0,05	0,31	0,15	1,33	0,27	10,37
RIL30	3,99	0,05	3,16	66,37	24,74	0,03	0,26	0,19	0,94	0,28	8,63
ЛГ34	5,77	0,04	17,81	69,05	2,96	0,13	1,49	0,09	2,36	0,31	27,74
RIL29	4,24	0,04	3,44	69,14	21,46	0,07	0,28	0,19	0,93	0,22	9,11
ЛГ39	5,87	0,04	18,56	69,64	1,49	0,12	1,68	0,13	2,19	0,29	28,59
BK805	17,69	5,16	1,13	69,72	4,60	0,06	0,16	0,21	0,92	0,35	20,25
ЛГ38	5,77	0,07	17,68	71,27	1,49	0,12	1,51	0,12	1,71	0,27	26,94
ЛГ32	5,29	0,02	16,18	72,85	2,15	0,19	1,32	0,06	1,65	0,28	24,72
ЛГ31	4,63	0,03	15,84	73,70	2,06	0,11	1,34	0,08	1,83	0,38	24,01
BK305-BC	5,03	0,03	13,92	73,72	3,39	0,07	1,13	0,16	2,07	0,48	22,62
ЛГ57-BC	4,66	0,05	14,56	74,80	1,84	0,08	1,24	0,15	2,26	0,36	23,08
BK101-BC	5,51	0,08	13,21	75,51	1,50	0,06	1,26	0,12	2,22	0,54	22,74
ЛГ59-BC (Rf)	4,15	0,04	12,05	76,67	3,22	0,05	1,01	0,18	2,27	0,35	19,83
ЛГ56-BC	5,00	0,05	12,17	78,67	0,90	0,05	1,00	0,12	1,83	0,22	20,22
ЛГ58-BC (Rf)	4,38	0,06	10,74	79,62	1,47	0,08	0,99	0,21	2,05	0,41	18,57
ЛГ26	4,98	0,07	4,95	85,41	2,05	0,05	0,44	0,15	1,54	0,35	12,26
BK876	4,46	0,08	6,29	86,19	0,81	0,01	0,54	0,19	1,06	0,35	12,70
BK1-КЛП	3,88	0,10	3,76	87,06	3,17	0,04	0,36	0,24	1,01	0,36	9,37
BK101-BO	4,72	0,12	3,75	88,16	1,09	0,06	0,32	0,18	1,17	0,45	10,41
BK905	4,86	0,11	3,09	88,16	2,14	0,02	0,31	0,19	0,80	0,32	9,38
RIL39	4,08	0,08	1,78	88,82	3,40	0,02	0,17	0,26	0,95	0,43	7,41
BK303-BO	4,02	0,12	1,94	88,86	3,64	0,04	0,20	0,24	0,61	0,34	7,11
BK305-BO	4,34	0,10	2,88	89,06	1,55	0,05	0,32	0,28	1,01	0,41	8,96
BK21-сур- BO	4,81	0,23	2,32	89,08	1,79	0,03	0,23	0,24	0,92	0,34	8,62
BK195	4,11	0,13	2,20	89,53	2,46	0,05	0,27	0,20	0,72	0,33	7,63
BK1-сур	3,84	0,19	1,97	89,60	2,56	0,07	0,27	0,37	0,76	0,38	7,22
BK680	3,77	0,10	3,21	89,77	1,12	0,04	0,31	0,21	1,05	0,40	8,74
BK508	3,26	0,12	2,04	89,80	3,32	0,04	0,21	0,28	0,69	0,31	6,49
BK464	3,02	0,13	1,40	90,20	3,89	0,03	0,17	0,32	0,53	0,31	5,43
RIL41	3,50	0,11	1,18	91,34	2,27	0,07	0,12	0,29	0,75	0,36	5,91
RIL38	3,32	0,06	1,49	91,36	2,02	0,04	0,15	0,28	0,87	0,40	6,24
BK941	3,53	0,13	1,84	91,39	1,46	0,08	0,24	0,32	0,63	0,38	6,62
BK21-КЛП- BO	4,14	0,19	1,63	91,43	0,87	0,03	0,19	0,39	0,78	0,36	7,10
RIL37	3,23	0,07	1,20	91,59	2,00	0,04	0,13	0,30	0,80	0,64	6,00
RIL42	2,82	0,06	1,31	92,22	1,91	0,07	0,13	0,28	0,86	0,34	5,46

Приложение И

Патенты и свидетельство о регистрации базы данных

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



СВИДЕТЕЛЬСТВО

о государственной регистрации базы данных

№ 2025624145

**База данных жирнокислотного состава линий
подсолнечника биохимической коллекции ВНИИМК**

Правообладатель: *Федеральное государственное бюджетное
научное учреждение "Федеральный научный центр
"Всероссийский научно-исследовательский институт
масличных культур имени В.С. Пустовойта" (RU)*

Авторы: *Чебанова Юлия Владимировна (RU), Демурин Яков
Николаевич (RU), Земцева Татьяна Александровна (RU),
Саркисян Евгения Сергеевна (RU)*



Заявка № 2025623871

Дата поступления 19 сентября 2025 г.

Дата государственной регистрации

в Реестре баз данных 30 сентября 2025 г.

*Руководитель Федеральной службы
по интеллектуальной собственности*

ДОКУМЕНТ ПОДПИСАН ЭЛЕКТРОННОЙ ПОДПИСЬЮ
Сертификат 0692e761a6300b54424016705cca2026
Владелец: **Зубов Юрий Сергеевич**
Действителен с 10.07.2024 по 03.10.2025.

Ю.С. Зубов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14022

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 101 ВС

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЕФИМЕНКО СЕРГЕЙ ГРИГОРЬЕВИЧ
ЗЕМЦЕВА ТАТЬЯНА АЛЕКСАНДРОВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653680 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14020

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 305 ВС

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЕФИМЕНКО СЕРГЕЙ ГРИГОРЬЕВИЧ
ЗЕМЦЕВА ТАТЬЯНА АЛЕКСАНДРОВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653682 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14025

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

СТЕАРИН

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЗЕМЦЕВА ТАТЬЯНА АЛЕКСАНДРОВНА
ПЕРЕЯГИНА ТАТЬЯНА МИХАЙЛОВНА
РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА
ФРОЛОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653504 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 23.10.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14017

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 551 3У ЛМРУ

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЛЕВУЦКАЯ АНТОНИНА НИКИТИЧНА
ТОЛМАЧЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653679 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14018

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 678 ЗУ

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЛЕВУЦКАЯ АНТОНИНА НИКИТИЧНА
ТОЛМАЧЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653683 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14024

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 305 СУР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
МАГОМЕДОВА НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653685 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14023

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 21 СУР 3У

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
МАГОМЕДОВА НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА
ПНХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653684 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14021

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 101 СУР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
МАГОМЕДОВА НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653681 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 13584

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 301 ОР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

АНТОНОВА ТАТЬЯНА СЕРГЕЕВНА
АРАСЛАНОВА ИННА МИХАЙЛОВНА
ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ТОЛМАЧЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА
ТРЕМБАК ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ
ФРОЛОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7754784 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 10.10.2022 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 26.04.2024 г.

Врио председателя

А.В. Куликов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 12530

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 1-КЛП

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЕФИМЕНКО СЕРГЕЙ ГРИГОРЬЕВИЧ
ЛЕВУЦКАЯ АНТОНИНА НИКИТИЧНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
ТРОНИН АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 8057438 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 28.08.2019 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.01.2023 г.

Председатель

М.Ю. Александров

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 12531

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 1-СУР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЕФИМЕНКО СЕРГЕЙ ГРИГОРЬЕВИЧ
ЛЕВУШКАЯ АНТОНИНА НИКИТИЧНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
ТРОНИН АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 8057441 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 28.08.2019 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.01.2023 г.

Председатель

М.Ю. Александров

**Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»**

ПАТЕНТ НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14016

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ВК 21 КЛП ВО

Патентообладатель

**ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'**

Авторы -

**ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
МАГОМЕДОВА ПАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА**



**ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653686 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 07.11.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ. ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.**

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
 Федеральное государственное бюджетное учреждение
 «Государственная комиссия Российской Федерации
 по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 12989

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ТАЙЗАР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
 НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
 В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

БОРИСЕНКО ОКСАНА МИХАЙЛОВНА
 ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
 ДЕВУШКАЯ АНТОНИНА НИКИТИЧНА
 РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА
 РЫЖЕНКО ЕЛЕНА НИКОЛАЕВНА
 САВЧЕНКО ВАЛЕНТИНА ДЕМЬЯНОВНА
 ТОЛМАЧЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА
 ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7953779 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 22.10.2020 г.
 ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
 ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
 ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 27.07.2023 г.

Председатель

 М.Ю. Александров

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14026

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ПРОТЕКТОР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЛЕВУЦКАЯ АНТОНИНА НИКИТИЧНА
ПЕРЕТЯГИНА ТАТЬЯНА МИХАЙЛОВНА
РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА
ТОЛМАЧЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА
ФРОЛОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653506 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 23.10.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14014

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

ЛАВРУС

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
МАГОМЕДОВА НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА
ПЕРЕТИГИНА ТАТЬЯНА МИХАЙЛОВНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА
ФРОЛОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653501 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 23.10.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14015

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

СУРУС ОР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
МАГОМЕДОВА НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА
ПЕРЕЛЯГИНА ТАТЬЯНА МИХАЙЛОВНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА
ФРОЛОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653502 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 23.10.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 14019

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

КЛИП ВО

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
МАГОМЕДОВА НАТАЛЬЯ ВЛАДИМИРОВНА
ПЕРЕТЯГИНА ТАТЬЯНА МИХАЙЛОВНА
ПИХТЯРЕВА АНАСТАСИЯ АЛЕКСАНДРОВНА
РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА
ФРОЛОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7653505 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 23.10.2023 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 30.06.2025 г.

Врио председателя

Д.В. Бутусов

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное учреждение
«Государственная комиссия Российской Федерации
по испытанию и охране селекционных достижений»

ПАТЕНТ

НА СЕЛЕКЦИОННОЕ ДОСТИЖЕНИЕ

№ 13583

Подсолнечник
Helianthus annuus L.

АРСЕНАЛ ОР

Патентообладатель

ФГБНУ 'ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР 'ВСЕРОССИЙСКИЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ МАСЛИЧНЫХ КУЛЬТУР ИМЕНИ
В.С.ПУСТОВОЙТА'

Авторы -

ДЕМУРИН ЯКОВ НИКОЛАЕВИЧ
ЗАЙЦЕВ НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ
РАХУБА ИВАН АЛЕКСАНДРОВИЧ
РУБАНОВА ОЛЬГА АЛЕКСАНДРОВНА
ТОЛМАЧЕВА НАТАЛЬЯ НИКОЛАЕВНА
ТРЕМБАК ЕВГЕНИЙ НИКОЛАЕВИЧ
ФРОЛОВ СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ
ФРОЛОВА ИРИНА НИКОЛАЕВНА
ЧЕБАНОВА ЮЛИЯ ВЛАДИМИРОВНА



ВЫДАН ПО ЗАЯВКЕ № 7754785 С ДАТОЙ ПРИОРИТЕТА 10.10.2022 г.
ОПИСАНИЕ, ОПРЕДЕЛЯЮЩЕЕ ОБЪЕМ ОХРАНЫ, ПРИЛАГАЕТСЯ
ЗАРЕГИСТРИРОВАНО В ГОСУДАРСТВЕННОМ РЕЕСТРЕ
ОХРАНЯЕМЫХ СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ 26.04.2024 г.

Врио председателя

А.В. Куликов